АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ LI

9

СЕНТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1966 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, П-22, ул. Попова, 2
Всесоюзное ботаническое общество. Редакция «Ботанического журнала»



УДК 581.9 : 763.3/551.781.3 (47) : (4/5)

А. Л. Тахтаджян

ОСНОВНЫЕ ФИТОХОРИИ ПОЗДНЕГО МЕЛА И ПАЛЕОЦЕНА НА ТЕРРИТОРИИ СССР И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

С 1 рисунком

(Получено 14 III 1966)

A. L. TAKHTAJAN. MAJOR PHYTOCHORIAS OF THE LATE CRETACEOUS AND THE PALAEOCENE ON THE TERRITORY OF THE U.S.S.R. AND ADJACENT COUNTRIES

В течение последнего десятилетия достигнут большой прогресс в изучении ископаемых флор СССР и других стран северного полушария. Систематический состав ископаемых покрытосеменных флор в настоящее время значительно лучше известен, чем прежде, и некоторые произвольные и фантастические определения прошлого столетия исправлены или по крайней мере поставлены под сомнение. Все это связано с более критическим подходом к определению ископаемых остатков, с бóльшим использованием гербарного материала и значительным улучшением палеоботанической техники и методов. Такие сравнительно новые области палеоботаники, как кутикулярный анализ, пыльцевой анализ и диаспоровый анализ (диаспорология), т. е. изучение остатков ископаемых растений, содержащих различные «диаспоры» (пропагули) — плоды, семена, женские шишки хвойных и мегаспоры разноспоровых папоротников, приобрели в настоящее время большое значение. Как пыльцевой анализ, так и диаспорология сильно расширили возможности экологического и статистического подхода к изучению развития растительности прошлого. Более того, диаспоровый анализ, как правило, дает возможность более точного и уверенного родового определения растительных остатков, чем изучение листовых отпечатков. В течение последних трех десятилетий важный вклад в диаспорологию был сделан английскими, немецкими, польскими, русскими и японскими палеоботаниками, что существенно расширило и заметно изменило наши представления о третичных флорах. В некоторых отношениях все эти новые палеоботанические данные не согласуются с прежними обобщениями и концепциями. Так, например, старая идея происхождения покрытосеменных в высоких широтах в настоящее время находится в противоречии со многими важными палеоботаническими фактами, как это недавно было показано Аксельродом (Axelrod, 1959), а специально для Западной Сибири Ю. В. Тесленко (1958) и Тесленко с сотрудниками (1966). Эта проблема имеет большое значение для познания основных миграционных путей мелового и раннетретичного времени. Изменились также наши представления о зональности прошлого. Не менее важны достижения эволюционной систематики, исторической географии и экологии ныне живущих покрытосеменных.

Накопление новых палеоботанических данных вызывает необходимость ботанико-географического анализа всего этого материала. Одним из важнейших вопросов является изучение зональности и фитохорий

прошлого. Но при этом возникают некоторые трудности чисто номенклатурного характера. Есть два способа наименования палеофитохорий. Один из них основан на названиях местонахождений соответствующих ископаемых флор (тафофлор). Таковы, например, названия третичных фитохорий: «Гелинденская», «Полтавская» и «Тургайская», предложенные А. Н. Криштофовичем. Другой более обычный способ наименования фитохорий прошлого основан на названиях географических территорий (континентов или их частей, островов, морских бассейнов и пр.), занятых ими. Таковы, например, названия пермо-карбоновых фитохорий: «Еврамериканская», «Ангарская», «Катазиатская» или «Гондванская», предложенные В. Готаном. Второй способ больше соответствует принципам номенклатуры фитохорий, принятым в ботанической географии, и поэтому для ботаников более приемлем. Такие же названия, как «Полтавская» или «Тургайская», больше подходят для обозначения типов ископаемых флор. Так, например, мы можем сказать, что палеогеновая тафофлора Камышина Гелинденского типа, но сама фитохория должна быть названа скорее Тетисовой третичной (Тахтаджян, 1961 : 118) или просто Тетисовой (Szafer, 1961 : 193), чем Полтавской или Гелинденской.

Начало возникновения современных флористических царств относится несомненно уже к первым этапам широкой экспансии цветковых растений. В частности, различия между голарктической флорой, с одной стороны, и тропической флорой (или флорами), с другой, должны были проявляться уже в первой половине мелового периода. Более того, есть все основания полагать, что сама голарктическая флора к середине мела была довольно заметно дифференцирована и внутри нее уже более или менее ясно формировались флористические области. В дальнейшем, уже в течение третичного периода образовалось два подцарства (доминионы) Голарктиса — Бореальное и Древнесредиземноморское (Тетисовое). Бореальное подцарство в нашем понимании уже Бореального царства Энглера (Engler, 1872—1882), Хайека (Hayek, 1926) или Гуда (Good, 1964), так как не включает Древнее Средиземье, но оно шире Бореальной области М. Г. Попова, обнимая также его «область флоры Гинкго». Наше Бореальное подцарство относительно близко подходит к Голарктической области в понимании Госсена (Gaussen, 1954), который исключает из Голарктиса Средиземноморскую область, хотя и оставляет в его пределах Среднюю и Центральную Азию. Древнесредиземноморское подцарство в нашем понимании отличается от Древнесредиземноморской области Попова тем, что мы исключаем из него юго-запад Северной Америки и ограничиваем его Старым Светом. В то же время оно значительно шире Средиземноморской области Энглера. Таким образом, в Древнесредиземноморское подцарство, в нашем понимании этой фитохории, входят следующие области: Макаронезийская, Средиземноморская и Ирано-Туранская (Западно- и Центральноазиатская). В настоящее время Бореальное и Древнесредиземноморское подцарства настолько различны флористически и геоботанически, что представляют собой нечто большее, чем области. В то же время они еще не настолько дифференцированы, чтобы их можно было считать царствами. Промежуточный ранг подцарства (доминиона) представляется мне наиболее подходящим. Но, конечно, в далеком геологическом прошлом подцарства и царства формировались сначала как области или даже как провинции. Поэтому, говоря о позднем меле и начале третичного периода, я буду называть их областями. При этом, следуя Аксельроду (1958), говоря о флорах прошлого («геофлорах», по терминологии Аксельрода), к названию фитохории я буду прибавлять название периода или эпохи (например, Бореально-меловая область, Бореально-палеоценовая область и т. д.).

Зональность и основные фитохории позднего мела

В позднемеловое время уже не только вполне отчетливо были выражены некоторые основные зоны растительности, но существовала определенная региональная дифференциация внутри этих зон. Как бы скудны ни были наши сведения о растительном мире мелового периода, у нас все же есть все основания говорить о существовании в позднем и даже в среднем мелу определенных покрытосеменных фитохорий и широтных зон покрытосемениой растительности.

В умеренных и холодных регионах позднемелового Голарктиса простиралась обширная Бореальная область, которая характеризовалась господством умеренной флоры. Эта древняя Бореальная флора состояла, как известно, преимущественно из мезофильных, широколиственных, листопадных деревьев и кустарников — видов *Acer*, *Alnus*, *Aralia* s. l., *Aspidiophyllum*, *Betula*, *Cissites*, *Cissus*, *Cocculus*, *Corylus*, *Credneria*, *Dalbergites*, *Diospyros*, *Fagus*, *Ficus*, *Grewiopsis*, *Ilex*, *Lindera*, *Macclintockia*, *Magnolia*, *Menispermites*, *Ostrya*, *Platanus*, *Protophyllum*, *Prunus*, *Quercus*, *Salix*, *Sachalinella*, *Sassafras*, *Trochodendroides (Cercidiphyllum?)*, *Viburnum*, *Zizyphus* и других, а также *Ginkgo*, различных хвойных (включая *Agathis borealis* Heer и *Sequoia*) и папоротников. Бореальная область позднего мела (см. карту) занимала территорию, соответствующую Северной и Северо-Восточной Европе, Казахстану, Сибири, Дальнему Востоку, Японии, п-ову Корее, части Северной Америки и Арктике. Основные ископаемые флоры этой области на территории СССР известны из Западного и Центрального Казахстана, особенно вдоль р. Кульденен-Темир — притока Эмбы (Криштофович, 1914а, 1930; Вахрамеев, 1952), к северо-западу от Аральского моря (Вахрамеев, 1952) и на северо-западном Каратау (Ярмоленко, 1935); с правого берега р. Аят на восточном склоне Урала (Бэр, 1932; Баранов, 1942; Вахрамеев, 1952; Байковская, 1956); из Симоново близ Ачинска на правом берегу р. Чулым (Heer, 1878; Ярмоленко, 1935; Байковская, 1956) и из некоторых других местонахождений того же Чулымо-Енисейского бассейна (Ананьев, 1947, 1948; Лебедев, 1954; Байковская, 1956, 1957); из Лена-Вилюйского бассейна в Восточной Сибири (Вахрамеев и Пущаровский, 1954) и из многих местонахождений на Дальнем Востоке (Криштофович, 1937, 1938, 1955, 1958; Пояркова, 1939; Байковская, 1956; Штемпель, 1959). Остатки листьев *Sciadopitys* (*S. uralensis* Dorof. et I. Sveshn.) были найдены в сеноман-туронских отложениях близ поселка Верхняя Сингочиха в Свердловской области (Дорофеев и Свешникова, 1959). Некоторые пыльцевые флоры были изучены из Средней России и из бассейна р. Эмба, Северного и Центрального Урала и Зауралья, Западной Сибири, Тургайской впадины, Дальнего Востока и т. д. (Болховитина, 1953; Покровская и Стельмак, 1960; Войцель и др., 1961; Заклинская, 1963; Мчедлишвили, 1964).

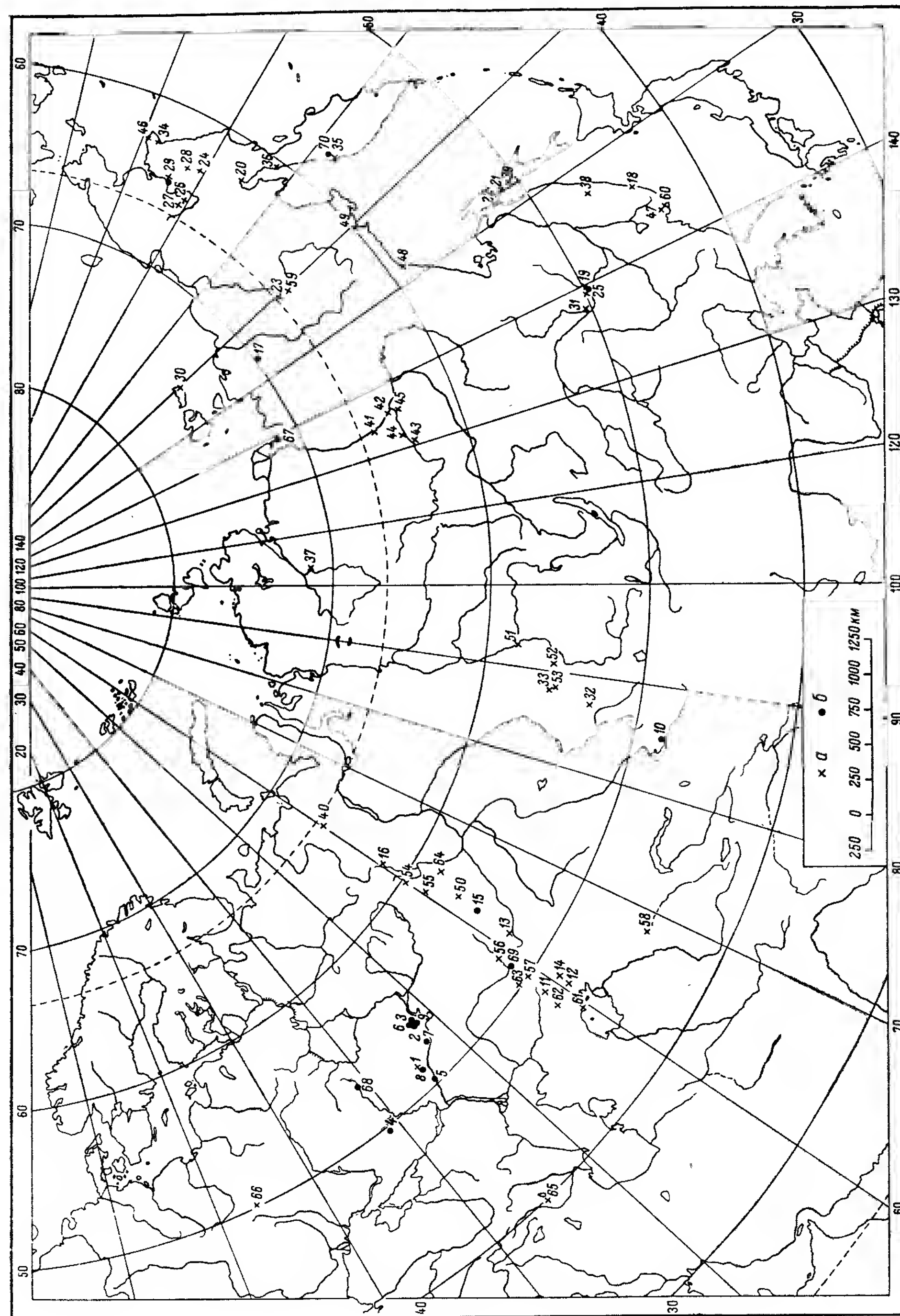
Внутри обширной территории умеренной Бореально-позднемеловой флоры уже существовала заметная региональная дифференциация на более мелкие фитохории. Так, например, позднемеловые умеренные флоры Европы и Гренландии были более термофильны, чем флоры Ангарского континента. Существовали также различия между западными и восточными флорами Ангариды. В своей работе о позднемеловой ископаемой флоре северо-западного Кара-Тау А. В. Ярмоленко (1935) отметил различие между позднемеловой флорой восточного склона Урала, Западной Сибири и Западного Казахстана (которую он назвал Чулымским типом флоры) и гиляцкой флорой Сахалина. Позднее И. М. Покровская (Покровская и Стельмак, 1960), основываясь на данных пыльцевого анализа, выделила две области — Урало-Тургайско-Сибирскую и Дальневосточную, которые приблизительно соответствуют Чулымской и Гиляцкой флорам Ярмоленко. Но, быть может, было бы правильнее рассматривать эти два типа флор как две разных подобласти внутри Бореально-позднемеловой области. Как изучение макрофоссилий, так и особенно данные пыльцевого анализа говорят о том, что, например, на территории Западно-Сибирской низменности в сеноман-туронское время наблюдаются существенные различия между северной и южной зонами. В то время как в северной зоне растительность была представлена хвойными лесами с преобладанием *Pinaceae*, *Taxodiaceae* и *Cupressaceae* и со значительным количеством папоротников, в том числе древовидных, и лишь с незна-

чительной примесью покрытосеменных, в южной зоне наблюдается несколько меньшее содержание *Taxodiaceae* и *Cupressaceae* и большее обилие и разнообразие покрытосеменных, в том числе таких теплолюбивых, как *Araliaceae*, *Platanus*, *Castanea* и пр. (Войцель и др., 1961). Но все же граница между фитохориями и зонами внутри позднемеловой Бореальной области выступает все еще не очень отчетливо. Даже в сеноне, когда происходит в сущности коренное изменение флоры и растительности и роль покрытосеменных резко возрастает, границы фитохорий не становятся более ясными, что, возможно, объясняется недостатком палеоботанических данных. Нужно признать поэтому, что подразделение Бореально-меловой области на определенные ботанико-географические подобласти и особенно на провинции еще преждевременно.

Как ясно показывают некоторые данные по пыльцевому анализу, на территории Сибири происходило потепление, которое началось в конце турона и продолжалось как в сеноне, так и в датском веке.

К югу от умеренной Бореально-позднемеловой области располагалась субтропическая Древнесредиземноморская (Тетисовая) область позднего мела. Граница между Бореальной и Древнесредиземноморской областями проходила через среднюю Англию, юг Скандинавского полуострова, Прибалтику, Среднюю Россию, северное побережье Каспийского моря и далее приблизительно через Аральское море, оз. Балхаш и, по-видимому, через Монголию и северную часть Китая.

На территории Древнесредиземноморской области позднего мела преобладал субтропический климат с более или менее сухим летом (особенно ясно выраженным в восточной части), и она характеризовалась значительной ролью вечнозеленых деревьев и кустарников, среди которых было много представителей *Lauraceae* и *Fagaceae*. Пальмы были так же характерны для этой области. Наряду с вечнозелеными видами было также некоторое количество листопадных, но в отличие от листопадных форм Бореально-позднемеловой области они были сравнительно узколистными. Местами процент листопадных форм был довольно большим. Папоротники в Древнесредиземноморской области относились к более южному типу, чем в умеренной флоре Бореальной области, а среди голосеменных в некоторых местах было довольно много араукариевых и даже



Карта основных местонахождений позднемеловых и палеоценовых флор на территории СССР.

а — поздний мел, *б* — палеоцен; *1* — с. Дурасовка, Саратовская обл. — поздний мел; *2* — р. Темрязанка, Ульяновская обл., приток р. Сызрани — палеоцен; *3* — с. Акшаут, Ульяновская обл., верховья зап. истока р. Свияги — палеоцен; *4* — с. Тарасовка, Ворошиловградская обл., верховья р. Красной, лев. притока Сев. Донца — палеоцен; *5* — г. Уши, пр. берег Волги близ Камышина — палеоцен; *6* — с. Никулино, Ульяновская обл., верховья р. Сызрань — палеоцен; *7* — Вольск, Саратовская обл. — палеоцен; *8* — Лысая гора, окрестности Саратова — палеоцен; *9* — р. Коносаевка, Ульяновская обл., приток р. Сызрани — палеоцен; *10* — г. Киин-Кериш, Зайсанская впадина — палеоцен; *11* — Мугоджары, зап. склон, Зап. Казахстан — поздний мел; *12* — г. Тас-Аран — поздний мел; *13* — р. Аят, пр. берег, в 5 км выше пос. Новониколаевское — поздний мел; *14* — Жаманшин (урочище), в 30—40 км к ю.-з. от пос. Иргиз — поздний мел; *15* — оз. Смолино около Челябинска — палеоцен; *16* — р. Лозьва, Урал, вост. склон — поздний мел; *17* — оз. Тастах несколько южнее 70° с. ш., между рр. Индигиркой и Хромой, ближе к последней — палеоцен; *18* — Тетюхе (рудник), Приморский край — поздний мел; *19* — Буреинский Цагаян, пр. берег Буреи, 35 км выше ее устья — поздний мел; *20* — Астрономический мыс, сев. побережье Пенжинской губы — поздний мел; *21* — Половинка (рудник), Сахалин — поздний мел; *22* — Мгач (рудник), Сахалин — поздний мел; *23* — Синцы, ср. теч. Колымы — поздний мел; *24* — Марковская впадина, р. Гребенка, басс. Анадыри — поздний мел; *25* — Райчиха (рудник), Амурская обл. — палеоцен и поздний мел; *26* — хр. Некульней — поздний мел; *27* — Галя-веем и Учвуйчу-веем — поздний мел; *28* — хр. Рарыткин — поздний мел; *29* — хр. Рарыткин — поздний мел и палеоцен; *30* — о. Новая Сибирь, Деревянные горы — поздний мел; *31* — Благовещенск — поздний мел; *32* — Баркинские глины (с. Баркино) — поздний мел; *33* — разъезд Антибес — поздний мел; *34* — Коряцкий хр. — поздний мел; *35* — мыс Утхолок — поздний мел; *36* — р. Аволкалан — поздний мел; *37* — р. Хета — поздний мел; *38* — верховье Бикина — поздний мел; *39* — мыс Жонкьер — поздний мел; *40* — р. Лемва — поздний мел; *41* — уроч. Чиримый-Хая — поздний мел; *42—45* — местонахождения в Вилюйском бассейне — поздний мел; *46* — бухта Угольная — поздний мел; *47* — р. Даубихе — поздний мел; *48* — р. Улья — поздний мел; *49* — р. Хасын — поздний мел; *50* — с. Байны (Урал) — поздний мел; *51* — р. Кемь — поздний мел; *52* — дер. Симонова — поздний мел; *53* — г. Арчекас — поздний мел; *54* — Ауэрбаховский рудник — поздний мел; *55* — Чехомовский рудник (Алапаевский район) — поздний мел; *56* — р. Каин-Кабак — поздний мел; *57* — р. Кульдсней-Темир — поздний мел; *58* — уроч. Кызыл-Джар — поздний мел; *59* — р. Зырянка — поздний мел; *60* — р. Сучан — поздний мел; *61* — п-ов Куланды — поздний мел; *62* — Кызыл-Шен — поздний мел; *63* — р. Уил — поздний мел; *64* — Верхняя Синячиха (вблизи Алапаевска) — поздний мел; *65* — с. Ауш — поздний мел; *66* — Рава-Русская, к сев.-зап. от Львова — поздний мел; *67* — б. Тикси, вблизи дельты Лены — палеоцен; *68* — г. Лебедянь, вблизи Липецка — палеоцен; *69* — р. Орь в Халиловском районе Оренбургской обл. — палеоцен; *70* — р. Тигиль — палеоцен.

беннеттитовых. Различия между двумя областями были невелики, но уже явственны. Они выражались главным образом в видовом составе и лишь в меньшей степени в родовом.

Древнесредиземноморская позднемеловая субтропическая флора была особенно характерна для островов, расположенных на территории, соответствующей Южной Европе и Кавказу. Богатейшая ископаемая флора этого типа известна из так называемых Перуцских отложений северо-западной Чехословакии (сеноман). Но несмотря на ряд специальных работ, посвященных этой флоре, наше знание ее далеко не удовлетворительно. Значительная часть определений, как например «*Dryandra*», «*Grevillea*» и «*Eucalyptus*», неверны, и вся флора требует пересмотра с помощью современных методов палеоботанических исследований. Но хотя имеется много ошибочных определений, общий облик флоры не оставляет сомнений в том, что в ее составе много «экзотических» субтропических элементов как среди покрытосеменных, так и среди голосеменных и папоротников. Сеноманские флоры более или менее сходного типа известны из Нидершёна близ Фрейбурга в Зап. Германии, из Португалии, из Южного Закавказья (между селениями Гнишик и Ауш).

Гнишик-Аушская сеноманская (возможно, раннесеноманская) флора была изучена И. В. Палибиным (1937), а затем недавно пересмотрена мною. Среди покрытосеменных в этой флоре преобладают *Comptonia yakovlevii* (Palib.) Takht.[1] и виды *Platanus — P. cuneifolia* (Bronn.) Jarm., *P. cuneiformis* Krasser и *Platanus* sp. В ее составе имеются также *Lindera jarmolenkoi* Imch., *Cocculus extinctus* Velen., *Cassia* (?) *atavia* Velen., *Aralia* (?) *daphniphyllum* Velen., *Myrica zenkeri* (Ett.) Velen., *Populus daralagensis* Palib., *P.* (?) *hyrcanica* Palib., *Proteophyllum saportanum* Velen., *P. laminarium* Velen., *Betulites obovatus* Palib., *Paliurinella paffenholzii* Palib., *Myrtus* (?) *araxena* Palib., *Viburnum* sp., *Smilax praeexcelsa* Palib., загадочный формальный род *Pseudoginkgo bohemica* Velen. et Vinicl. и т. д. Имеются также различные хвойные — *Widdringtonites reichii* (Ettingsh.) Heer и *Sequoia reichenbachii* (Geinitz) Heer (наиболее часто встречающиеся), *Agathis borealis* (Heer) Krysht. et Baik., *Araucaria angusta* (Palib.) Takht.,[2] *Brachyphyllum araxenum* Palib. и *B. ovesiforme* Sap., листья *Pinus* и только один папоротник — *Gleichenia shaparenkoi* Takht. Виды *Comptonia*, *Myrica* и *Proteophyllum* склерофильны, в то время как *Platanus*, *Populus* и *Betulites* широколиственны. Бросается в глаза отсутствие *Fagaceae* и вечнозеленых *Lauraceae*.

Возможно, что сенонская флора Потылича в западной Украине (близ Равы-Русской к северо-западу от Львова), описанная Новаком (Novak, 1907), также приближается к этому типу, хотя и менее ксерофильна. Она требует пересмотра.

Субтропическая зона несомненно проходила через Среднюю Азию и значительную часть Китая, но позднемеловые флоры из этих стран почти неизвестны. Доминирующая растительность была здесь, вероятно, ксерофильного типа (Криштофович, 1954). Как это очевидно теперь на основании литологических данных, в течение позднего мела существовала широкая зона аридного климата, которая тянулась от Испании и Северной Африки через Западную и Центральную Азию до Восточного Китая и Северного Индокитая (Страхов, 1960), охватывая как южные части субтропической зоны, так и северные части тропической. На территории, соответствующей Южной Европе, Северной Африке и Западной Азии, не было обширных участков суши, но только острова, и ксерофильная растительность не имела, по всей вероятности, подходящих условий для своего развития. Напротив, аридная зона занимала обширную территорию на Ангарском континенте, включая Центральную Азию и значительную часть Китая, особенно его северо-западные и северные области. Эта аридная зона Ангариды была, вероятно, одним из наиболее древних центров развития ксерофильной покрытосеменной флоры.

[1] *Comptonia yakovlevii* (Palib.) Takht. comb. n. (=*Dryandra yakovlevii* Palibin 1930, Изв. Гл. геол.-разв. управл., 49 [7] : 128, табл. 1, фиг. 4—6).

[2] *Araucaria angusta* (Palib.) Takht. comb. n. (=*Protodammara angusta* Palibin 1930, Изв. Гл. геол.-разв. управл., 49 [7] : 127, фиг. 2).

Данные о существовании обширных аридных районов с ксерофильной растительностью на территории Древнесредиземноморской области главным образом косвенные. Это и понятно, если учесть, что в засушливых странах условия для захоронения и фоссилизации растительных остатков крайне неблагоприятны. Поэтому для изучения прошлого ксерофильных флор все еще приходится опираться главным образом на косвенные данные и, в частности, на данные палеозоологии. Очень важные результаты получены также на основе исследования современных флор аридных областей, изучения эндемизма и систематических связей и анализа ареалов важнейших их компонентов. Эти исследования уже давно привели ботаников к определенному выводу о глубокой древности флоры пустынь Азии, восходящей, вероятно, к позднемеловой эпохе.

Развитие палеоценовых фитохорий

К началу третичного периода географическая дифференциация покрытосеменных флор Земли еще более усиливается и фитохории различаются яснее и резче. Вся последующая история третичных флор характеризуется их возрастающей зональной и региональной дифференциацией. Обширная позднемеловая Бореальная область преобразуется в палеоценовую Бореальную область, а наследницей позднемеловой Древнесредиземноморской области является палеоценовая Древнесредиземноморская область.[1] Эти две области не были, конечно, единственными областями начала третичного периода даже во внетропической области северного полушария. Так, можно думать, что на востоке Бореальная и Средиземноморская области переходили незаметно в древнюю Восточноазиатскую область, которая, в сущности, и была их прародительницей. В засушливых же областях Северной Америки развивалась своеобразная «Мадро-третичная» флора, картину развития которой дал Аксельрод (1958). Следует, однако, заметить, что ботанико-географические «области» мелового и начала третичного периодов являются в некоторых отношениях скорее зонами растительности, чем настоящими флористическими областями. Слишком мало еще данных, чтобы дать удовлетворительную флористическую характеристику этих областей и наметить с уверенностью хотя бы родовой эндемизм. Поэтому на все эти «области» и «провинции» следует смотреть как на нечто в высшей степени провизорное и временное.

В состав флоры Бореально-палеоценовой области входили многочисленные листопадные роды, многие из которых были распространены почти по всей территории этой обширной области. В листопадных бореально-палеоценовых лесах, особенно в тепло-умеренных частях области, произрастали, по всей вероятности, также некоторые вечнозеленые виды. Некоторые листопадные древесные растения доходили в Северной Сибири и на арктических островах до полярной зоны, где, как указывают палеоботанические данные, господствовал прохладно-умеренный климат океанического типа. К югу прохладно-умеренный климат сменялся тепло-умеренным, который далее очень постепенно переходил в субтропический климат Древнесредиземноморской области.

К югу от палеоценовой Бореальной области простиралась палеоценовая Древнесредиземноморская область. Для нее была характерна типичная субтропическая растительность, состоящая преимущественно из вечнозеленых деревьев и кустарников. Наземный травяной покров в субтропических лесах Древнесредиземноморской области был, вероятно,

[1] Палеоценовая Бореальная область соответствует Гренландской провинции А. Н. Криштофовича (1955), но его Гелинденская провинция включает не только Древнесредиземноморскую область в нашем понимании, но и тропические области Старого и Нового Света. В Гелинденскую провинцию Криштофовича вошло по крайней мере три области и значительное число провинций.

значительно беднее, чем в лесах умеренной зоны, но зато здесь было намного больше лиан и, по всей вероятности, нередко встречались эпифиты. В большинстве случаев наибольшую роль в этих лесах играли многочисленные *Lauraceae* и термофильные, большею частью вечнозеленые представители сем. *Fagaceae*. Для флоры этой области были очень характерны такие роды, как *Cinnamomum*, *Litsea*, *Neolitsea*, *Persea*, *Laurus* и *Quercus* (включая *Cyclobalanopsis*), а также различные субтропические пальмы.

На севере и в горах субтропические леса постепенно переходили в леса умеренного типа, а на побережье Тетиса они содержали значительное число тропических элементов. В палеоцене северная граница субтропической растительности Тетисовой области была довольно сильно продвинута в высокие широты (но обычно не более чем на 15°), в то время как тропическая растительность была продвинута в меньшей степени (не больше чем на 10°). Как показывают многочисленные данные палеоботаники, на территории Европы, а тем более Северной Азии, не было зоны чисто тропической растительности; но отдельные тропические элементы, а местами в Европе даже мангровые сообщества затопляемых приливом тропических побережий, проникали относительно далеко на север, достигая в эоцене даже южной Англии. Ботанику, видевшему настоящую тропическую растительность, трудно согласиться с признанием некоторых европейских третичных флор чисто тропическими. Поэтому, когда палеоботаник Берри (Berry, 1929) побывал сам в тропической Южной Америке, он вернулся оттуда с убеждением, что ни одна из ископаемых флор умеренной зоны, названных палеоботаниками тропическими, не является в настоящем смысле слова «тропической». А в 1953 г. в своей очень интересной статье об изменениях климата в свете палеоботанических данных Баргхурн (Barghoorn, 1953) пришел к еще более определенному выводу о совершенной невероятности того, чтобы в средних широтах в эоцене существовали настоящие тропические условия. По его мнению, более правдоподобно, что отсутствие четко выраженного зимнего замерзания привело к необычному продвижению тропических растений по направлению к полюсам. К аналогичному выводу приходит в настоящее время и ряд палеоботаников и геологов. Так, по мнению выдающегося геолога Н. М. Страхова (1960 : 168), «общая климатическая зональность палеогеновой эпохи была в основных решающих своих чертах тою же, что в неогене и в современный момент; различия касались лишь деталей и легко объясняются различиями в конкретных очертаниях континентов и морей и в рельефе сухопутных участков».

На территории Евразии, в частности в СССР, сравнительно очень мало ископаемых флор вполне определенного палеоценового возраста и, к сожалению, далеко не все они достаточно хорошо изучены палеоботанически. В европейской части СССР имеется несколько флор позднепалеоценового (спарнасского, или саратовского) возраста в Поволжье. Важнейшие их местонахождения: 1) гора Уши близ Камышина в Волгоградской области, 2) близ сел. Акшуат в истоках р. Свияга в Корсунском районе, 3) близ Топоркино и Лесное Матунино в Сызранском районе, 4) в окрестностях Саратова и Вольска и некоторые другие (Murchison и др., 1845; Палибин, 1901, 1902, 1908, 1936; Краснов, 1911; Баранов, 1942, 1955, 1956; Баранов и Мокшина, 1956; Мокшина, 1959). Палеоценового возраста также песчаники к востоку от Лебедяня в Липецком районе, откуда был описан так называемый *Dryophyllum rossicum* L. Kretsch. (Кречетович, 1929). Далее на восток палеоценовые (по-видимому, тоже спарнасские) флоры мы встречаем на восточных склонах Урала близ Челябинска у дер. Смолино (Криштофович, 1934а) и в бассейне р. Орь в Халиловском районе Оренбургской области (Баранов, 1959), на Южном Урале вдоль ручья Романкуль (Баранов, 1959) и в шоколадных глинах предполагаемого палеоценового возраста на горе Киин-Кериш у восточной оконечности Зайсанского озера в Восточном Казахстане (Ильинская, 1963). К сожалению, нет каких-либо вполне достоверных палеоценовых флор

на территории Сибири [1] и Средней Азии и только на Дальнем Востоке имеются некоторые местонахождения более или менее определенного палеоценового возраста, а именно: на Зее-Буреинской равнине (Байковская, 1950), на западном побережье Камчатки к западу от г. Тигиль (Вчерашняя, 1963), а также близ дер. Райчиха (Криштофович, 1952в) и на хребте Рарыткин (Криштофович, 1958). Наконец, на территории Арктики имеется много флор более или менее определенного палеоценового возраста. С палеофитогеографической точки зрения особый интерес представляют флоры Гренландии, Шпицбергена, окрестностей б. Тикси (близ дельты р. Лена) и оз. Тастах в Северо-Восточной Сибири. Последняя флора была изучена Криштофовичем (1958), который рассматривал ее (как и флору Рарыткина) как «несомненно палеоценовую».

Палеоценовая флора Арктической области еще недостаточно изучена, но общие ее черты ясны уже сейчас. По Криштофовичу (1955), «характернейшая черта палеоценовой флоры северной зоны заключается в гигантском размере листьев некоторых двудольных — до 40 см длины при большой ширине и нежной консистенции». Эти размеры и консистенция листьев указывают на большую влажность чисто океанического климата того времени. Характернейшим элементом палеоценовой флоры Арктики была известная уже с позднего мела *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry — вероятный представитель сем. *Cercidiphyllaceae*, а может быть, и рода *Cercidiphyllum*, как думает Браун (Brown, 1939). Это было очень распространенное растение, хотя сомнительно, чтобы оно было эдификатором лесных формаций. Из папоротников очень характерна *Onoclea*, являющаяся в настоящее время монотипным родом, широко распространенным в Восточной Азии и в восточной Северной Америке. Были очень распространены *Ginkgo* и веткопадные хвойные — *Metasequoia*, *Taxodium* и *Glyptostrobus*. Для этой зоны были очень характерны также виды *Platanus*, *Quercus*, *Alnus*, *Corylus*, *Betula*, *Vitaceae*, *Tiliaceae* и *Juglandaceae*, а также виды *Macclintockia*. Эти северосибирские крупнолистные флоры Криштофович (1955) выделял в отдельную Якутскую провинцию.

От якутских ископаемых флор заметно отличается очень интересная и, к сожалению, слабо изученная флора, найденная на р. Лозьва на восточном склоне Урала к северу от 61 параллели (Криштофович (1933). Она содержит *Sequoia langsdorfii* Brongn. (*Metasequoia disticha*? — *A. T.*), *S. reichenbachii* (Gein.) Heer, *Potamogeton uralense* Krysht., *Trochodendroides richardsonii* (Heer) Krysht., *Corylus macquari* Forbes, *Ficus* (?) *uralica* Krysht., *Magnolia inglefieldii* Heer, *Ilex longifolia* Heer, *Macclintockia trinervis* Heer, *M. lyellii* Heer, *Quercus* sp. По мнению Криштофовича, эта флора палеоценового или, вероятнее, позднемелового возраста. Но он указывает на ясно выраженное сходство между флорой Лозьвы и пребазальтовых слоев Западной Гренландии, палеоценовый возраст которых в настоящее время уже установлен (Koch, 1963). В. И. Баранов (1959) также склоняется к признанию палеоценового возраста лозьвинской флоры. Если это так, то мы можем сказать, что палеоценовая флора Гренландского типа достигала Северного Урала, и, следуя Криштофовичу, мы можем говорить о двух провинциях арктической и субарктической Евразии в палеоцене: Якутской и Гренландской, или Тулеанской (Криштофович, 1933).[2]

Третьим типом палеоценовой флоры в пределах Бореально-третичной области является флора Зее-Буреинской равнины на Дальнем Востоке (Криштофович, 1946; Байковская, 1950). Это пока единственная достоверная палеоценовая флора, известная из умеренной зоны Дальнего Востока. Подобно позднемеловым флорам Дальнего Востока она была пол-

[1] За исключением, пожалуй, только южной окраины Западно-Сибирской низменности (см. Копытова и Грязева, 1960).

[2] Позднее Криштофович (1955) сильно расширил свою Гренландскую провинцию, включив сюда все умеренные флоры Евразии и Северной Америки. Мы принимаем здесь Гренландскую провинцию в ее первоначальном узком смысле.

ностью листопадной и преимущественно узколистной. Эта флора состояла из видов *Salix*, *Myrica*, *Juglans*, *Populus balsamoides* Goepp., *Ficus* (?) *ratonensis* Knowlt., крупнолистной листопадной *Magnolia gigantea* Baik., *Lindera venusta* Lesq., *Litsea*, *Cercidiphyllum*, *Platanus*, *Gymnocladus*, *Robinia amurensis* Baik., *Sophora*, *Ailanthus*, *Cotinus*, *Acer*, *Paliurus*, *Actinidia*, *Cornus*, *Vaccinium praeatrococcus* Baik., *Diospyros ficoides* Lesq. и многих отпечатков листьев *Hovenia thunbergii* (Nath.) Baik. и *Zizyphus matutina* Krysht. Как указывает Т. Н. Байковская, эта флора, несмотря на ее древность, обнаруживает много общего с современной флорой Японии и Китая. Замечательной особенностью этой флоры является то, что она имеет больше общего с современной тепло-умеренной восточноазиатской флорой, чем с более молодыми третичными ископаемыми флорами Дальнего Востока. Возможно, что эта флора указывает на существование особой палеофитогеографической провинции в тепло-умеренной части территории Дальнего Востока.

В палеоцене северная граница субтропической Древнесредиземноморской области проходила через южную Англию, Бельгию, Прибалтику, Сызранскую и Челябинскую области и Южный Урал. Далее на восток северная граница проходила, по-видимому, через южный Казахстан, Северный Китай и Японию, хотя у нас пока еще нет достоверных данных. Таким образом, в Западной Европе северная граница субтропической флоры была сдвинута довольно далеко к северу, что объясняется влиянием тропических течений Тетиса.

Самое западное местонахождение ископаемых остатков палеоценовой субтропической флоры находится в Южной Англии. Изучение растительных остатков из отложений спарнасского возраста (Reading Beds и Woolwich Beds) привело Чэндлер (Chandler, 1961) к выводу, что климат тогда был очень теплый и влажный, но скорее субтропический, чем тропический, что было указано еще Гарднером (Gardner, 1878). Единственными определенно тропическими покрытосеменными среди растительных остатков спарнасских отложений Англии являются *Oncoba variabilis* (Bewerb.) E. M. Reid et Chandl. из сем. *Flacourtiaceae*, стоящий близко к современному виду *O. spinosa* Forsk., который обитает в тропической Африке и тропической Аравии (Chandler, 1961 : 79), и *Mastixia* sp. (Chandler, 1964). Что же касается *Natsiatum eocenicum* Chandl. (*Icacinaceae*), который также рассматривается Чэндлер как тропическое растение, то он должен быть отнесен к *Hosiea* [1] — субтропическому роду, стоящему близко к тропическому роду *Natsiatum*. Имеется только два ныне живущих вида *Hosiea* — *H. sinensis* (Oliv.) Hemsley et Wilson в Центральном Китае и *H. japonica* (Makino) Makino в Японии (единственный представитель сем. *Icacinaceae* во флоре Японии). По Чэндлер, современный китайский вид *Hosiea sinensis* (который она приводит под названием *Natsiatum sinense* Oliver) наиболее близок к ископаемому. Но этот вид вовсе не является тропическим и распространен в Сычуани и Западном Хубее. Таким образом, систематические связи *Hosiea eocenica* (Chandl.) Takht. вполне определенно указывают на субтропическое родство. Большинство других видов, упомянутых Чэндлер, также имеет внетропические связи (субтропические и частично умеренные); таковы *Sequoia couttsiae* Heer, *Libocedrus adpressa* J. Gardner, *Carpinus davisii* Chandl., *Liquidambar palaeocenica* Chandl., *Trochodendroides smilacifolia* (Newb.) Krysht. (приводимый Чэндлер под названием «*Hamamelidaceae*? Genus ?»), *Phellodendron costatum* Chandl., *Vitis pygmaea* Chandl., *Abelia palaeocenica* Chandl., *Sambucus* sp.

Палеоценовая флора северо-восточной Франции также была субтропической с примесью некоторых тропических элементов. Преобладающими семействами были *Fagaceae* и *Lauraceae*, представленные различными родами, как вечнозелеными, так и листопадными. Были также представители семейств *Aceraceae*, *Alangiaceae*, *Araliaceae*, *Arecaceae*, *Betulaceae*, *Caprifoliaceae*, *Celastraceae*, *Cornaceae*, *Elaeocarpaceae*, *Juglandaceae*, *Magnoliaceae*, *Moraceae*, *Myricaceae*, *Myrtaceae*, *Pandanaceae*, *Poaceae*, *Rhamnaceae*, *Salicaceae*, *Sterculiaceae*, *Symplocaceae*, *Tiliaceae*, *Ulmaceae* и т. д. Хвойные были представлены редкими *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*, а папоротники — видами *Adianthum*, *Anemia*, *Asplenium*, *Blechnum*, *Cyathea* и *Lygodium*. В целом флора была субтропического типа.

Одной из наиболее интересных палеоценовых ископаемых флор Западной Европы является флора Гелиндена в Бельгии, имеющая раннетанетский возраст, несколько более древний, чем Танетские пески Англии (Chandler, 1964). К сожалению, гелинденская флора не подвергалась пересмотру после классических работ Сапорта и Мариона (Saporta et Marion, 1873, 1878), и мы вынуждены пользоваться для наших целей старыми данными с исправлением только некоторых определений. Как и в палеоценовых флорах северо-восточной Франции, господствующими семействами здесь являются *Fagaceae* и *Lauraceae*, что подчеркивает субтропический характер флоры. *Fagaceae* представлены несколькими вечнозелеными и листопадными видами *Quercus* (главным образом *Q. diplodon* Sap. et Marion и представителями органорода *Dryophyllum* [1]). Лавровые состоят из видов *Cinnamomum*, *Apollonias tetrantheroidea* (Sap.) Takht.,[2] *Persea palaeomorpha* Sap. et Marion, *Ocotea apicifolia* (Sap. et Marion) Takht.,[3] *Litsea* spp., *Laurus omalii* Sap. et Marion, *Neolitsea* sp. («*Daphnogene sezannensis* Sap.»). Очень часто встречаются в этой флоре также *Celastrophyllum crepinii* Sap. et Marion с его характерными кожистыми листьями и особенно *Dewalquea gelindenensis* Sap. et Marion — загадочный органород, относящийся, по всей вероятности, к сем. *Araliaceae*.

Русские палеоценовые флоры довольно близки к флоре Гелиндена и имеют ряд общих или во всяком случае близких видов и сходные экологические черты. Одной из богатейших является флора горы Уши близ Камышина в Поволжье, которая, несмотря на ряд работ И. В. Палибина, А. Н. Краснова и В. И. Баранова, остается все еще очень слабо изученной. Как и во флоре Гелиндена главную роль играют здесь *Fagaceae* и *Lauraceae*. Очень часто встречаются различные виды *Quercus*, особенно чрезвычайно характерный для этой флоры жестколистный *Q. kamyschinensis* (Goepp.) Ung. Некоторые камышинские дубы являются общими с гелинденскими или во всяком случае очень близки к ним. Наиболее близки к гелинденским формы, определенные как *Q. diplodon* Sap. et Marion. Из представителей *Lauraceae* отметим виды *Cinnamomum*, *Litsea magnifica* Sap., *Persea palaeomorpha* Sap. et Marion, *Persea* (*Laurus*) *delessii* Sap. Характерны также различные виды *Magnolia*, *Betula gipsicola* Sap., *Fagus deucalionis* Ung., *Ilex stenophylla* Ung., *Viburnum volgense* Krassn., виды *Dewalquea*, загадочный отпечаток плода (?) *Oxycarpia fibaria* Trautsch., *Chamaecyparis belgica* Sap. et Marion, *Podocarpoxylon* spp., *Osmundites kamyschinensis* Krassn. и т. д. На восточных склонах Урала, в восточных районах Оренбургской области (бассейн р. Орь), также имеется несколько богатых флор Камышинского типа, содержащих *Chamaecyparis belgica* Sap.,

[1] *Hosiea eocenica* (Chandl.) Takht. comb. n. (=*Natsiatum eocenicum* M. Chandler 1961, The Lower Tertiary Floras of Southern England. 1 : 110, pl. 11, figs. 24, 25).

[1] Этот характерный для палеогеновых флор Тетисовой области органород известен только в виде отпечатков листьев с удлиненной и часто изогнутой пластинкой обычно с длинно оттянутой верхушкой. Виды *Dryophyllum* похожи, с одной стороны, на ряд видов *Quercus*, а с другой, — на некоторые виды *Castanea*. И. А. Ильинская (1957) с полным основанием сравнивает *Dryophyllum* с такими гималайскими дубами, как *Q. lamellosa* Hamilt., *Q. lineata* Blume, *Q. glauca* Thunb. Но и с другой стороны, не меньшее сходство обнаруживает *Dryophyllum* с видами *Castanea*, в том числе и с *C. sativa* Mill., на что указывали уже Сапорта и Марион (Saporta et Marion, 1878). Не исключена возможность, что под названием *Dryophyllum* объединяются представители обоих этих родов. Во всяком случае маловероятно, чтобы *Dryophyllum* представлял собой самостоятельный естественный род.

[2] *Apollonias tetrantheroidea* (Sap.) Takht. comb. n. (=*Laurus tetrantheroidea* Saporta, 1868, Mém. de la Soc. Géol. de France, sér. 2, 8 (3) : 76, tab. 8, fig. 8; *Phoeba* (?) *tetrantheracea* Schimper, 1872, Traité de pal. vég. 2 : 821).

[3] *Ocotea apicifolia* (Sap. et Marion) Takht. comb. n. (=*Oredaphne* (?) *apicifolia* Saporta et Marion, 1878, Mém. de l'Acad. Roy. de Belgique, 41 : 66, tab. 9, fig. 10).

Dewalquea grandifolia Krassn., *Quercus diplodon* Sap. et Marion, *Viburnum giganteum* Sap., *Comptonia schrankii* (Sternb.) Berry, *Magnolia* sp., *Ficus* sp. и т. д.

Камышинского же типа палеоценовая флора Южного Урала (вдоль ручья Романкуль). В романкульской флоре бросаются в глаза крупнолистный *Viburnum giganteum* Sap. var. *uralense* Baran., *Dewalquea gelindensis* Sap. et Marion, *Aralia* (?) cf. *venulosa* Sap. et Marion, виды *Cornus*, замечательная *Camelia* (*Ternstromiacites*) *uralensis* Vasilevsk. ex Baran., *Magnolia* sp., различные *Lauraceae* (*Cinnamomum*, *Daphnogene*, *Persea*), *Quercus* sp., *Ficus uralica* Vasilevsk., *Grewiopsis uralensis* Vasilevsk. и древесина *Chamaecyparis belgica* Sap. et Marion. Большинство *Lauraceae* крупнолистны, особенно *Daphnogene gigas* Baran., *D. vasilevskajae* Baran. и *Cinnamomum uralicum* Baran. Листовые отпечатки *Viburnum giganteum* доминируют в этой флоре (Баранов, 1959). По своему составу Романкульская ископаемая флора довольно близка к камышинской, но характеризуется необыкновенно крупными листьями многих видов, что указывает на более влажный климат. К сожалению, эта исключительно интересная флора изучена еще меньше, чем камышинская.

Палеоценовые флоры Европы от Парижского бассейна и Бельгии до Южного Урала составляли, по всей вероятности, отдельную фитогеографическую провинцию в пределах Древнесредиземноморской области. Флора этой провинции сходна с современной флорой некоторых районов Восточных Гималаев и Юго-Западного Китая. Таксономические связи и экологические особенности флоры этой провинции указывают на то, что она произошла из древней субтропической флоры Китайско-Гималайского типа.

К сожалению, очень мало известно об интересной флоре из горизонта шоколадных глин горы Киин-Кериш в Восточном Казахстане, возраст которой или позднемеловой, или, что более вероятно, палеоценовый (Ильинская, 1963). В составе этой флоры найдены *Nitophyllites zaisanica* Iljinskaja (вероятный представитель *Podostemaceae*), *Leucothoe* (?) *kushkensis* (Vassilevsk.) Iljinskaja, *Phragmites oeningensis* A. Br., *Ilex palaeogena* Iljinskaja, *Carex scheuchzeri* Heer, *Cyperites custeri* Heer, *Dryophyllum curticellense* (Watel.) Sap. et Marion, *Lindera vassilenkoi* Iljinskaja, *Protoacerophyllum perfoliatum* Romanova (*Platanaceae*), *Pterospermites minor* Ward, *Poacites* sp., *Torreya* sp. и *Salvina natanella* Shap. Интересно, что *Ilex palaeogena* близка к современному китайскому виду *I. dipyrena* Wall. (Ильинская, 1963).

В следующей статье я попытаюсь проанализировать развитие палеофитохорий в эоцене.

ЛИТЕРАТУРА

Ананьев А. Р. (1947). К изучению меловых отложений Чулымо-Енисейского бассейна. Уч. зап. Томск. гос. унив., 3 : 3—20. — Ананьев А. Р. (1948). Остатки верхнемеловой и третичной флоры с р. Кеми, левого притока р. Енисея. Тр. Томск. гос. унив., 99 : 29—74. — Байковская Т. Н. (1950). Палеоценовая флора Зее-Буреинской равнины. Вопр. палеонтолог., 1 : 348—381. — Байковская Т. Н. (1956). Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. Тр. БИНа, сер. 8, палеоботаника, 1 : 180. — Байковская Т. Н. (1957). О верхнемеловых флорах Чулымско-Енисейского бассейна. В сб. памяти А. Н. Криштофовича: 65—102. — Баранов В. И. (1942). Ископаемые комплексы верхнемеловой флоры СССР. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 102 : 45—74. — Баранов В. И. (1955). Вопросы истории флоры в работах казанских ботаников. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 115, 10 : 70. — Баранов В. И. (1956). К познанию палеоценовой флоры Камышина. В кн.: акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения : 64—69. — Баранов В. И. (1959). Этапы развития флоры и растительности в третичном периоде на территории СССР. — Баранов В. И. и О. М. Мокшина. (1956). Новые виды палеоценовой флоры Камышина. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 116, 1 : 183—185. — Болховитина Н. Д. (1953). Спорово-пыльцевые комплексы мезозойских отложений Вилюйской впадины и их значение для стратиграфии. — Бэр А. Г. (1932). Представители сеноманской флоры на восточном склоне Урала. Изв. Всес. геол.-развед. объедин., 11, 8. — Вахрамеев В. А. (1952). Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений западного Казахстана. Региональная стра-

тиграфия, 1. — Вахрамеев В. А. (1957). Ботанико-географическая и климатическая зональность на территории Евразии в юрское и меловое время. Вопр. палеобиогеограф. и биостратиграф. : 64—76. — Вахрамеев В. А. и Ю. М. Пущаровский. (1954). О геологической истории Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба в мезозойское время. В сб. Вопр. геолог. Азии, 1. — Войцель З. А., Е. Л. Иванова, Л. Г. Маркова, Ю. В. Тесленко. (1961). К истории развития мезозойской флоры Западно-Сибирской низменности. Тр. СНИИГГИМСа, 13. — Вчерашняя Г. П. (1963). Об эоценовой флоре Тигильского каменноугольного месторождения на Камчатке. Бот. журн., 7 : 1021—1026. — Голенкин М. И. (1947). Победители в борьбе за существование в мире растений. Изд. 2-е. — Дорофеев П. И. и И. Н. Свешникова. (1959). О находке остатков рода *Sciadopitys* S. et Z. в верхнемеловых отложениях Урала. ДАН СССР, 128, 6 : 1276—1278. — Заклинская Е. Д. (1963). Пыльца покрытосеменных и ее значение для обоснования стратиграфии верхнего мела и палеогена. Тр. Геолог. инст., 74. — Ильинская И. А. (1957). Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского района. Ч. I. Род *Dryophyllum* Deley. В сб. памяти А. Н. Криштофовича : 235—248. — Ильинская И. А. (1963). Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского бассейна. Ч. II. Тр. БИН'а, сер. 8, 4 : 141—187. — Копытова Э. А. и А. С. Грязева. (1960). О палеоценовых отложениях на южной окраине Западно-Сибирской низменности. В сб. по палеограф. и стратиграф. четвертичн. и третичн. отложений. — Краснов А. Н. (1911). Начатки третичной флоры юга России. Тр. общ. исп. прир. при Харьковск. унив., 44, 8 : 3—107. — Кречетович Л. М. (1929). Новый вид каштано-дуба *Dryophyllum rossicum* sp. nov. и его находка в песчаниках близ с. Шовского Тамбовской губернии. Бюлл. МОИП, 7, отд. геолог., 1—2 : 50—90. — Криштофович А. Н. (1914а). Открытие остатков флоры покрытосеменных в меловых отложениях Уральской области. Изв. Акад. наук, сер. VIII : 603—612. — Криштофович А. Н. (1914б). Последние находки остатков сарматской и мэотической флоры на юге России. Изв. Акад. наук, сер. VIII : 591—602. — Криштофович А. Н. (1928а). Новые данные к верхнетретичной флоре северо-западной Сибири. Изв. геолог. комит., 46, 7 : 751—757. — Криштофович А. Н. (1928б). Открытие в Азии древнейших покрытосеменных растений. Природа, 12 : 1045—1052. — Криштофович А. Н. (1928в). Гренландская третичная флора на Северном Урале и ботанико-географические провинции третичного периода. Природа, 5 : 499—502. — Криштофович А. Н. (1930). Основные черты развития третичной флоры Азии. Изв. Гл. бот. сада, XXIX, 3—4 : 391—402. — Криштофович А. Н. (1933). Ископаемая флора с реки Лозьвы в Северном Урале с остатками Макклинтокий, родственная гренландской. — Криштофович А. Н. (1934а). Остатки *Oxycarpia* в палеоценовом песчанике Челябинска. Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук : 1073—1078. — Криштофович А. Н. (1934б). Развитие ботанических провинций Евразии с конца мелового периода и связь их с современным распространением растительности. Тр. Всес. геогр. съезда : 271. — Криштофович А. Н. (1937). Меловая флора Сахалина. Тр. Дальневост. ФАН СССР, сер. геолог., 2. — Криштофович А. Н. (1938). Верхнемеловые растения бассейна реки Колымы. Матер. по изуч. Колымо-Индигирск. края, сер. 2, геолог. и геоморфолог., 15. — Криштофович А. Н. (1946). Миоценовые растения из Суйфунской свиты Уссурийского края. Бот. журн., 4 : 7—34. — Криштофович А. Н. (1952а). Верхнемеловые растения с реки Лемвы. Палеонтолог. и стратигр. : 204—206. — Криштофович А. Н. (1952б). Третичные растения из Каневского яруса. Палеонтолог. и стратигр. : 198—202. — Криштофович А. Н. (1952в). Флора Райчихи — новое звено третичной флоры на Дальнем Востоке. Бот. журн., 5 : 318—331. — Криштофович А. Н. (1954). Происхождение ксерофитных растительных формаций в свете палеоботаники. Пустыни СССР и их освоение, 2 : 583—596. — Криштофович А. Н. (1955). Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода. Вопр. геолог. Азии, 2 : 824—844. — Криштофович А. Н. (1957). Палеоботаника. Изд. 4-е. — Криштофович А. Н. (1958). Ископаемые флоры Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Рарыткин. Тр. БИН'а, сер. 8, 3 : 5—6, 73—121. — Лебедев И. В. (1954). Верхнемеловые платановые из Чулымо-Енисейской впадины. Тр. Томск. гос. унив., 132, сер. геолог. : 67—82. — Маркова Л. Г. (1962.) Спорово-пыльцевые комплексы мезозоя Западно-Сибирской низменности. К 1-й международн. палинолог. конф., Доклады советск. геологов. — Мокшина О. (1959). Материалы к ископаемой флоре камышинских песчаников. Научн. докл. высш. шк. Биолог. науки, 2 : 132—137. — Мчедлишвили Н. Д. (1964). Значение покрытосеменных растений для стратиграфии верхнемеловых отложений. Тр. ВНИГРИ, 239. Палеофитологический сборник. — Палибин И. В. (1901). Некоторые данные о растительных остатках белых песков и кварцевых песчаников Южной России. Изв. геолог. комит., 20, 45 : 447—506. — Палибин И. В. (1902). Работа Фр. Крассера по ископаемым растениям Китая и Центральной Азии. Зап. минералог. общ., 39, 2. — Палибин И. В. (1908). Несколько замечаний о взаимоотношениях между некоторыми климатическими факторами и растительностью. Зап. по общ. геогр. русск. геогр. общ., 47 : 182—191. — Палибин И. В. (1930). Верхнемеловая флора юго-востока Закавказья. Изв. ГГРУ, 49, 7 : 125—133. — Палибин И. В. (1936). Этапы развития флоры прикаспийских стран со времени мелового периода. Сов. бот., 3 : 10—50. — Палибин И. В. (1937). Меловая флора Даралагеза. Флора и систем.,

4 : 171—198. — Покровская И. М., Н. К. Стельмак. (1960). Атлас верхнемеловых, палеоценовых и эоценовых спорово-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 30. — Пояркова А. И. (1939). К изучению ископаемых флор Буреинского и Амурского Цагаяна. В сб.: Президенту АН СССР акад. В. Л. Комарову : 631—682. — Страхов Н. М. (1960). Основы теории литогенеза. 1, 11. — Тахтаджян А. Л. (1961). Происхождение покрытосеменных растений. Изд. 2-е. — Тесленко Ю. В. (1958). Находки остатков растений апт-альба в Западно-Сибирской низменности. ДАН СССР, 121, 5. — Тесленко Ю. В., А. В. Гольберт, А. Д. Полякова. (1966). Пути расселения древнейших покрытосеменных в Западной Сибири. Бот. журн., 6. — Штемпель Б. М. (1959). Этапы развития меловой флоры Южного Приморья. ДАН СССР, 127, 3 : 665—668. — Ярмоленко А. В. (1935). Верхне-меловая флора северо-западного Каратау. Тр. Среднеаз. гос. унив., сер. 8-б, ботаника, 28. — Axelrod D. I. (1958). Evolution of the Madro-Tertiary geoflora. Bot. Rev., 24 : 433—509. — Axelrod D. I. (1959). Poleward migration of early angiosperm flora. Science, 130 (3369) : 203—207. — Barghoorn E. S. (1953). Climatic changes in the light of the geological past of the plant life. In: H. Shapley (ed.) «Climatic change», Cambridge. — Berry E. W. (1929). A revision of the flora of the Latah formation. U. S. Geol. Survey, Prof. Paper, 91. — Chandler M. E. J. (1961). The Lower Tertiary floras of Southern England. I. — Chandler M. E. J. (1964). The Lower Tertiary floras of Southern England. IV. — Engler A. (1872—1882). Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. — Gaussen H. (1954). Geographie des plantes. — Gardner J. S. (1878). How were the Eocene of England deposited. Pop. Sci. London, 2 : 282—292. — Good R. (1964). The geography of the flowering plants. 3d. ed. — Hayek A. (1926). Allgemeine Pflanzengeographie. — Heer O. (1878). Beiträge zur fossilen flora Sibiriens und des Amurlandes. Mem. Acad. Sci. St.-Petersb., 7 ser., 25, 6. — Koch B. E. (1963). Fossil plants from the lower paleocene. Medd. om Grønl., 172, 5. — Murchison R. I., E. de Verneuil et A. de Keyserling. (1845). Geologie de la Russia d'Europe et des montagnes de l'Oural. 11, Paleontologie. — Novak J. (1907). Kopalna flora senonska z Potylicza. Rozrprany matem.-przyrod. akad. umiejethosci, ser. 111, 7B. — Saporta Q. et A. F. Marion. (1873). Essai sur l'etat de la vegetation a l'epoque des marnes Heersiennes de Gelinden. Mem. cour. savants etrang. crs. l'Acad. 37. — Saporta Q., A. F. Marion. (1878). Revision de la flore Heersienne de Gelinden. D'aprés une collection appartenant au G. de Loor. Mem. cour. et savants etrang. publ. par l'Acad. Roy. Sci., letters beaux arts Belgique, 188, XLI. — Szafer W. (1961). Mioceńska flora ze Starych Gliwic na Slasku. Warszawa.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

MAJOR PHYTOCHORIAS OF THE LATE CRETACEOUS AND THE PALAEOCENE ON THE TERRITORY OF THE U.S.S.R. AND ADJACENT COUNTRIES

By A. L. Takhtajan

SUMMARY

In the Late Cretaceous two major phytochorias were discernible, with a distinct floristic differentiation within them. In the northern region of the Late Cretaceous Holarctic Realm, which may be called Boreal-Late Cretaceous, purely temperate flora, consisting mostly of mesophilous, broadleaved, deciduous trees and shrubs, was dominating. This region occupied the territory corresponding to Northern and Eastern Europe, Kazakhstan, Siberia, the Far East of the U.S.S.R., Japan, Korea, a part of North America and the Arctic. To the south of the temperate Boreal-Cretaceous region there extended the regions of subtropical flora — the Ancient Mediterranean or Tethyan Late Cretaceous region in the Old World and the Madro-Cretaceous in the New World. These two regions were characterized by the significant role of evergreen trees and shrubs. There were also some deciduous plants, usually comparatively narrowleaved, attaining a high proportion in some localities. All over the territory occupied by the Late Cretaceous Tethyan flora there dominated a subtropical climate with a more or less dry summer (particularly pronounced in its eastern part). By the beginning of the Tertiary the geographical differentioation of the angiosperm floras became more conspicuous and phytochorias were differentiated more distinctly. The vast Boreal-Cretaceous region was transformed into the Boreal-Palaeocene, whereas the successor of the Tethyan-Cretaceous region was the Tethyan-Palaeocene.

УДК 581.552

Б. А. Быков

ПРОБЛЕМА ЭДИФИКАТОРОВ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА [1]

(Получено 13 IV 1966)

B. A. BYKOV. THE PROBLEM OF THE EDIFICATORS OF THE VEGETATIONAL COVER

Каких бы взглядов ни придерживались ботаники на растительные сообщества и даже если они вообще отрицают их существование, они всегда признают дифференциацию видов по их роли в сложении растительности или в продуцировании ею растительной массы.

Так, Кэртис (Curtis, 1955), рассматривая прерии штата Висконсин не как фитоценозы, а в качестве континуума, с сожалением констатирует, что трудности подсчета особей не позволили ему перейти от таких показателей, как процент присутствия (presence percentages), к более точным оценкам плотности и доминантности видов.

Ботаники школы Л. Г. Раменского, ставящие во главу угла отношение видов к среде обитания и так же с некоторым сомнением относящиеся к необходимости выделения фитоценозов, признают «большое теоретическое и практическое значение количественных отношений» и считают, что «преобладание определенных . . . видов растений уже является существенным качеством, в особенности с производственной точки зрения» (Раменский и др., 1956 : 27—28). Анализ растительности проводится в этом случае с помощью экологических шкал и графиков, на одной из ординат которых почти всегда помещается шкала обилия (от единичных до массовых значений).

Ботаники франко-швейцарской школы, предпочитающие выявлять в сообществах константные и характерные виды, также говорят о доминантном значении видов (Braun-Blanquet, 1951) или даже о видах-строителях сообществ (Pavillard, 1919). Шведский ботаник Дю-Рие пользуется понятием «доминантных констант» (Du-Rietz, 1921 : 27) и видам-доминантам он придает очень большое значение, особенно в формировании структуры сообщества (Du-Rietz, 1930).[2]

Ботаники-лесоведы во многих странах с давних времен различают доминирующие виды, называя их породами — главными, господствующими или руководящими (Морозов, 1931 : 93).

Очень большое значение придается доминирующим в растительном покрове видам экологами англо-американской школы. Достаточно сослаться на следующее положение (Weaver a. Clements, 1936 : 91): «Каждый

[1] Статья представляет изложение доклада на юбилейной сессии 17 декабря 1965 г., посвященной 250-летию Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и 50-летию Всесоюзного ботанического общества.

[2] Дю-Рие дал следующее определение: «Доминант — вид, который один или совместно с одним или несколькими приблизительно равносильными видами создает главную часть растительности своего яруса» (Du-Rietz, 1930 : 307).

климакс в первую очередь образуется доминантами, принадлежащими к одной и той же жизненной форме».

Большинство советских геоботаников эдификаторам или доминантам придают не меньшее значение (Гордягин, 1922; Сукачев, 1926—1928; Лавренко, 1940, 1947; Соколов, 1947; Быков, 1949, 1954 и др.; Марков, 1958; Трасс, 1963; Шенников, 1964; Ниценко, 1965, и др.). Е. М. Лавренко (1947 : 15) пишет, например, что «в конце концов проблема эдификаторов является основной в фитосоциологии».

Каков же объем и значение этой проблемы? Еще до возникновения учения об эдификаторах геоботаники различных стран широко пользовались понятием доминантности, понимая под этим термином главным образом степень покрытия почвы особями какого-либо вида (Dominanz) или его обилия в сообществе.

Однако Друде (Drude, 1890) — автор широко известной в СССР шкалы обилия, еще в прошлом столетии различал главные виды (Hauptarten) и виды-спутники (Nebenarten). Так, он писал: «Общительные „главные виды" благодаря своей массовости образуют формации, остальные, напротив, не образуют сообществ („виды-спутники") и своим преуспеванием обязаны сообитанию» (стр. 25).

В России Г. Н. Высоцкий (1915) первым выделил в качестве «социальных классов» превалиды — господствующий класс, состоящий из многолетних растений, производящих наибольшее количество органического вещества, и ингредиенты — малолетники, а И. К. Пачоский (1917) в качестве «социальных типов» различал компоненты и ингредиенты. Впоследствии все подобные «социальные типы» стали именовать ценотипами (Раменский, 1938), или фитоценотипами (Быков, 1957).

А. Я. Гордягин (1922) указал, что доминант — это нечто большее, чем просто обильный вид. От него зависят, писал он, внешний облик сообществ, в значительной степени видовой состав, связанный отчасти с микроклиматом, количество и состав производимой растительной, а равно и животной массы, наконец, количество и состав микроорганизмов в почве (стр. 149—150).

Почти одновременно и во Франции параллельно использованию понятия доминантности как степени обилия и покрытия (Dominance) была сделана попытка оценить фитосоциальную роль видов в сообществе. Мы имеем в виду классификацию видов по их «динамогенетическому поведению» Павийяра (Pavillard, 1919) и Браун-Бланке (Braun-Blanquet et Pavillard, 1925).

Лишь некоторые виды растений способны занимать положение абсолютных доминантов, другие же имеют в сообществах более скромное, но тем не менее так же важное фитоценотическое значение; поэтому классификация фитоценотипов продолжает привлекать внимание геоботаников.

Можно сказать, что уже в самом начале развития учения об эдификаторах наметилось несколько различных направлений, сохранившихся и до настоящего времени.

Так, доминантность, понимаемая как простое преобладание и отчасти постоянство того или иного вида в сообществах, легла в основу классификаций И. Х. Блюменталя (Блюменталь и Попова, 1950; Блюменталь и Петровичева, 1951) и Л. И. Номоконова (1958). В самое последнее время к ним присоединилась Т. Н. Буторина (1963). Все эти классификации имеют более или менее частное значение, так как разработаны или для отдельных групп формаций, или для отдельного типа растительности. При этом Буторина (1963) выражает доминантность в виде фитоценотических индексов, являющихся произведением константности в процентах на обилие (используя следующие значения его: r.=2, sol.=3, sp.=5, $cop._1$=10, $cop._2$=25, $cop._3$=40, soc.=60. В общем, по Буториной, абсолютным доминантам соответствует фитоценотический индекс 6000—4000 (очень высокое обилие и постоянство), доминантам — 4000—1500, субдоминантам — 1500—800, важным ассектаторам — 800—600, ассектаторам — 600—300, второстепенным ассектаторам — 300—120, незначительным ассектаторам — 120—60, случайным видам — 60 и ниже (виды низкого обилия и ничтожного постоянства).

Классификация Буториной заслуживает некоторого внимания, так как при дальнейшем развитии массовых геоботанических исследований и математической обработке их результатов с неизбежностью возникнет необходимость в подобных оценках места вида в сообществе. Однако примененный Буториной способ оценки доминантности все же не является удачным. Во-первых, потому что, имея общепринятую математическую оценку константности, мы не можем судить о степени постоянства вида во времени, во-вторых, оценка обилия, исходящая из шкалы О. Друде, не является достаточно объективной и точной. Вот почему при разработке способов оценки доминантности нужно будет, вероятно, исходить из того, что доминантность вида (D) прежде всего является функцией участия его в сообществе (N — масса органического вещества популяций, количество особей или проективное покрытие) и устойчивости его обилия, выраженной через какой-либо индекс устойчивости (Ic); для определения этого индекса можно использовать, например, коэффициент вариации (v) обилия особей вида, вычисленный по многолетним данным.

$$D = f(N \cdot Ic)$$

Практически, возможно использовать формулу

$$D = N\,\frac{100 - v}{100}$$

Вторая группа классификаций предусматривает разделение видов по их роли в становлении и развитии сообщества. Разные ботаники по-разному подходили к разрешению этого вопроса.

Начало было положено в 1919 г. И. Павийяром (1919) и Браун-Бланке (Braun-Blanquet et Pavillard, 1925). Их классификация разделяет виды по значению в структуре и динамике сообществ, или, как выражались авторы, по их динамогенетическому поведению. Классификация эта известна в Советском Союзе, она предполагает разделение видов на эдификаторы, или виды, строящие сообщество, консолидаторы — укрепляющие его, консерваторы — поддерживающие, нейтральные виды и деструкторы — разрушающие сообщество.

В 1963 г. появилась классификация С. А. Ильинской (1963), которая возвращает нас к отвергнутой в свое время В. Н. Сукачевым (1926—1928) классификации Браун-Бланке и Павийьяра. Ильинская различает эдификаторы, спутники, деструкторы и нейтральные виды, появление которых в сообществе «означает начало эндоэкогенетической смены» (стр. 10). Отразить в классификации фитоценотипов их роль в сингенетических превращениях в данном случае все же не удалось. Другими ботаниками это достигалось проще, они делили виды, принадлежащие к тому или иному фитоценотипу, на аутохтонные и дигрессивные (Сукачев, 1926—1928), прогрессивные и регрессивные (Соколов, 1947), постоянные и временные (Ниценко, 1965).

Особняком в этом ряду классификаций стоит оригинальная, хорошо известная классификация Л. Г. Раменского (1935), несколько дополненная В. Д. Лопатиным (1960). Она, вероятно, будет разрабатываться и дальше, так как имеет целью оценивать ценобионты со стороны, почти не принимаемой во внимание другими классификациями.

В третий ряд мы относим только классификацию Клементса (Clements, 1936), которая, к сожалению, осталась малоизвестной советским геоботаникам. Клементс различает:

I. Климаксовые доминанты —

1) пердоминанты — главные доминанты, связывающие ассоциации климакса;

2) эудоминанты — доминанты, свойственные ассоциациям; кодоминанты — доминанты, совместно в них господствующие;

3) субдоминанты — доминирующие виды, подчиненные эудоминантам, от которых они отличаются принадлежностью к другой жизненной форме.

II. Сериальные доминанты.

III. Доминанты микрогруппировок (доминулы, эудоминулы, субдоминулы).

IV. Второстепенные виды.

В этой классификации много достоинств. Клементс вложил в понятие о доминантности прежде всего отношение доминантов к климаксовой и сериальной растительности. Вместе с тем он выделял растения, преобладающие в подчиненных ярусах сообществ — субдоминанты, и отдельно рассматривал доминанты микрогруппировок. Наконец, Клементс различал и виды, совместно доминирующие — кодоминанты. Ко всему этому нужно добавить, что он подобным же образом классифицировал и животное население сообществ, выделяя инфлюенты, т. е. влияющие виды; их он подразделял на перфлюенты — виды, влияющие в пределах всей климакс-формации, эуфлюенты — влияющие в ассоциации, субфлюенты (более низкая ступень влияния) и вефлюенты (влияние еще более низкого значения).

Последний ряд классификаций начинается с классификации, предложенной Г. И. Поплавской и В. Н. Сукачевым (Поплавская, 1924; Сукачев, 1926). Она широко известна в нашей стране.

Классификация эта такова:

I. *Эдификаторы* — строители сообщества, более или менее соответствующие *доминантам* А. Я. Гордягина —

а) автохтонные (индепендентные), свойственные самобытным условиям обитания,

б) дегрессивные — получившие значение под влиянием человека и животных.

II. *Ассектаторы* — соучастники, мало влияющие на создание фитоценотической среды. Они разделяются на автохтонные (эдификаторофилы и эдификаторофобы — последние избегают густых зарослей эдификатора) и адвентивные, т. е. виды, случайно попавшие в сообщество.

Сукачев (1926) отмечает, что для установления фитоценотипов (фитосоциальных типов) могут служить: определение обилия вида занимаемого им пространства; выяснение использования видом условий среды и влияния вида на среду; изучение приспособленности вида к борьбе за существование (стр. 156—157). «Несомненно, правильно установленные фитосоциальные типы, — писал Сукачев, — не только должны дать нам ясное представление о сообществе, как оно представлено в данный момент перед нами, но они должны осветить нам и путь дальнейшей эволюции, их динамику вообще» (стр. 162).

Взгляды В. Н. Сукачева и его классификация сыграли очень большую роль в дальнейшем развитии учения о фитоценотипах в Советском Союзе; они, в частности, явились основой для разработки целой серии других более или менее совершенных классификаций, в том числе некоторых из рассмотренных выше (Блюменталя, Номоконова).

В 1940 г. Е. М. Лавренко подразделил населяющие растительные сообщества виды на: эдификаторы — «строители» сообщества, превалиды (или доминанты) — преобладающие виды, субпревалиды — играющие заметную, но все же по сравнению с превалидами второстепенную роль, ассектаторы — остальные виды (упомянуты в более поздней работе Лавренко, 1959).

В дальнейшем мысль о том, что нужно отличать эдификаторы от превалидов, или доминантов, поддерживалась и другими ботаниками, в частности Х. Х. Трассом (1963) и А. А. Ниценко (1965).

В самое последнее время была опубликована классификация фитоценотипов Ниценко (1965). Это, несомненно, наиболее разработанная классификация фитоценотипов. Нам она представляется даже излишне усложненной, несмотря на то, что автор принимал во внимание лишь доминанты лесной зоны. Вызывает, в частности, сомнение возможность легко подразделять эдификаторы на первый и второй ранги по приспособленности к более или менее специфическим условиям обитания и по большему или меньшему определению ими характера среды. Автор считает, что установить последнее можно путем удаления эдификатора. С удалением эдификатора первого ранга меняется весь состав сообщества; при удалении эдификатора второго ранга он также меняется, но не коренным образом. Однако легко удалить сосну, гораздо труднее сделать это с ковылем или тростником. Далее совсем не ясно, как практически различать «доминанты-субэдификаторы» от «субдоминантов в пространстве». И те и другие господствуют во второстепенных ярусах, но отличаются лишь тем, что первым свойственно «не очень мощное» воздействие на среду, а вторым «очень незначительное» (804 и 806 стр.). Некоторое сомнение вызывает и необходимость выделения «субдоминантов во времени», т. е. видов, доминирующих лишь в определенное время сезона. Береза в состоянии зимнего покоя не перестает быть доминантом, полынь в состоянии летнего покоя также не перестает им быть, почему же эфемероиды, имеющие летне-зимний покой, должны выделяться в особый фитоценотип, хотя они тоже продолжают жизнь в сообществе.

В общем в оценке фитоценотических свойств видов ботаники шли, как мы видим, различными путями.

Наша классификация доминантов была опубликована в 1957 и 1960 гг. В более полном виде она состоит из следующих подразделений:

I. **Кондоминанты** — их популяции, двух или многих видов, составляют главные слои сообществ. В геоботанической практике должны рассматриваться не как совокупность нескольких популяций, а скорее как популяция видов одной экобиоморфы. В умеренных зонах кондоминанты играют сравнительно небольшую роль.

II. **Доминанты** — популяция каждого из них образует главный слой сообщества, является наиболее продуктивной, оказывает наибольшее влияние на среду и в большей степени, чем другие виды, определяет важнейшие особенности сообщества.

По своим биоморфологическим особенностям доминанты (и кондоминанты) подразделяются на группы, хорошо определяющие роль этих растений как «строителей» сообществ —

1) *патулекторы* — доминируют при редком стоянии (например, *Pistacia vera*);

2) *дензекторы* — доминируют при сравнительно густом стоянии и при этом не связаны сетью корневищ (например, *Picea obovata*, *Artemisia terrae-albae*);

3) *коннекторы* — доминируют при тесном сплетении корневищами, столонами, плетями (например, *Phragmites communis*);

4) *терректоры* — доминируют, располагаясь на поверхности почвы (например, *Sphagnum squarrosum*, *Cetraria islandica*);

5) *гифекторы* — доминируют в сплетении таломных нитей (например, *Polyscytalum roseum* в горизонте подстилки из листьев дуба — Luppi, 1961);

6) *микробекторы* — доминируют в скоплении клеток (например, бактерии);

7) *сестонекторы* — доминируют в виде планктона.

III. **Субдоминанты** — их популяции образуют второстепенные слои сообществ; субкондоминанты составляют их совместно. И те, и другие в большей или меньшей степени зависят от преобразованной кондоминантами или доминантами среды сообщества, но вместе с тем и сами в какой-то мере изменяют эту среду. Разделяются на такие же

биоморфологические группы, как и доминанты (патулекторы, дензекторы, коннекторы и пр.).

IV. **Эзодоминанты** — их популяции являются наиболее значительными в консорциях доминантов или субдоминантов, а также в микроценозах. В соответствии с этим подразделяются на —

1) *консорбенты* (например, *Usnea barbata* в консорции или в слое сибирской ели — ф и т о к о н с о р б е н т; Gastropacha pini — сосновый шелкопряд в консорции обыкновенной сосны — з о о к о н с о р б е н т, или инфлюент);

2) *доминуленты* (например, *Dicranum rugosum*).

V. **Ингредиенты**, или ассектаторы — остальные участки сообществ, их главных и второстепенных слоев.

Кондоминанты, доминанты и субдоминанты по своему синценогенетическому положению могут быть весьма различными. В связи с этим следует выделять по крайней мере четыре группы этих ценотипов:

1) к л и м а к с о в ы е — доминируют в сообществах коренных ассоциаций (A_1), развитых на водораздельных более или менее волнистых и наклонных равнинах, обычно хорошо дренированных (или на зональных склонах горных поясов). Например, доминанты-дензекторы *Picea obovata*, *Quercus robur*, *Stipa lessingiana*, *Salsola arbusculiformis*, *Artemisia terrae-albae*; доминанты-терректоры *Hylocomium splendens*, субдоминанты-коннекторы *Oxalis acetosella*, *Potentilla acaulis*, *Carex pachystylis* или субдоминанты-дензекторы *Vaccinium myrtillus*;

2) п р о к л и м а к с о в ы е — доминируют в длительно существующих сообществах, но не коренных (иногда вторичных) ассоциаций (A_2), находящихся в тех же условиях, что и коренные. Например, доминанты-дензекторы *Pinus silvestris*, *Betula verrucosa*, *Stipa capillata*;

3) а к л и м а к с о в ы е — доминируют в некоренных и менее длительно существующих сообществах ассоциаций, находящихся вне плакоров (A_3). Например, доминанты-коннекторы *Eriophorum angustifolium*, *Phragmites communis*, *Nymphaea alba*; доминанты-дензекторы *Alnus glutinosa*, *Halocnemum strobilaceum*;

4) с е р и а л ь н ы е — доминируют во временных сообществах (проценозах) демутационных и дигрессивных смен. Например, доминанты-дензекторы *Antriscus silvestris*, *Ceratocarpus arenarius*; доминанты-коннекторы *Chamaenerium angustifolium*, *Agropyrum repens*.

При построении нашей классификации мы исходили, во-первых, из оценки участия видов в сложении сообществ (сложение главных и второстепенных слоев, микроценозов, значительное участие некоторых видов в консорциях доминантов или субдоминантов), в связи с чем приняты во внимание биоморфологические особенности видов, во-вторых, из большего или меньшего влияния видов на внешнюю среду, и, в-третьих, из положения образуемых доминантами сообществ в сингенетических сменах.

В связи с тем, что строителями сообществ и вместе с тем преобразователями их среды по существу являются как кондоминанты и доминанты, так во многих случаях и субдоминанты, мы предпочитаем употреблять термин «*эдификатор*» лишь в общем значении.

Вид может занимать в сообществе то или иное типичное для него положение. Так, например, в условиях северной пустыни *Artemisia terrae-albae* занимает положение климаксового доминанта-дензектора второго яруса, таков ее фитоценотип. Подобное положение на Усть-Урте занимает *Salsola arbusculiformis*. Следовательно, под *фитоценотипом* надо понимать совокупность видов, занимающих одинаковое и при том наиболее устойчивое и типичное для них положение в фитоценозах.

Пользуясь нашей классификацией (здесь она представлена в более полном объеме), мы сделали краткий обзор доминантов Советского Союза (Быков, 1960 г., 1962, 1965 г.). В него вошло почти 1400 видов, доминирующих в растительном покрове или являющихся субдоминантами (не считая харовых водорослей, лишайников и мхов).

Оказалось, что наибольшее количество доминантов находится в следующих семействах:

Gramineae	— 244,	*Pinaceae*	— 36,
Cyperaceae	— 124,	*Polypodiaceae*	— 28,
Rosaceae	— 104,	*Cupressaceae*	— 20,
Salicaceae	— 64,	*Ericaceae*	— 18,
Chenopodiaceae	— 56,	*Fagaceae*	— 17,
Betulaceae	— 44,	*Potamogetonaceae*	— 13.

Больше всего доминантов в роде *Carex* (87), *Salix* (47), *Artemisia* (38), *Betula* (26), *Juniperus* (20), *Festuca* (19), *Stipa* (18), *Agropyrum* (18), *Allium* (17), *Populus* (16), *Rosa* (15) и т. д.

Среди доминантов и субдоминантов более всего дензекторов — 971, затем коннекторов — 342, и меньше патулекторов — 82. Терректоров (мхов и лишайников) 114 видов.

Дензекторы занимают всю ширину экологического спектра (см. табл. 1) тогда как коннекторы — его гидро-мезофильную часть, а патулекторы, наоборот, — ксерофильную.

ТАБЛИЦА 1

Экологический состав доминантов и субдоминантов по ценотипам и экоморфам

Ценотипы	Hd	Hg	MHg HgM	M	XM MX	X	Всего
Патулекторы	—	—	—	—	39	43	82
Дензекторы	13	38	71	473	248	128	971
Коннекторы	60	53	43	157	29	—	342
Итого	73	91	114	630	216	171	1395

Состав доминантов и субдоминантов по экобиоморфам оказался следующим (см. табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Состав доминантов и субдоминантов по основным биоморфам и экоморфам (в %)

Биоморфы	Hd	Hg	HgM MHg	M	MX XM	X	Всего
D — деревья	—	—	1	10	2	1	14
F — кустарники	—	—	1	9	3	3	16
sf — полукустарники	—	—	—	—	5	3	8
H — многолетние травы	5	7	6	24	10	5	27
A — однолетние травы	—	—	—	2	3	—	5
Итого	5	7	8	45	23	12	100

Значительное количество этих растений анемофилы — более 710 видов (папоротникообразные, голосеменные, около 400 видов однодольных и 200 двудольных), остальные — энтомофилы.

Классификация фитоценотипов — важное и принципиальное дело, но ею, конечно, не исчерпывается проблема эдификаторов.

В. Н. Сукачев называет важнейший фитоценотип эдификатором, т. е. строителем сообществ. Этим подчеркивалась действительно исключительная роль эдификаторов в создании с т р у к т у р ы с о о б щ е с т в.

Популяции доминирующих растений слагают биоморфологическую основу сообществ, их слои (strues). *Слой* — это полная толща популяции доминанта (и его спутников), включающая как надземные, так и подземные ярусы (strata). Вместе с тем слой доминанта — это и его консорция, так как в слое как в экологической нише заключены весьма обильные компоненты, теснейшим образом связанные с доминантом (эпифитные и паразитные организмы, население ризосфер и пр.).

Важно различать прежде всего следующие слои:

1) основные, или структурные, обычно разделяемые по принадлежности к биоморфам на слои деревьев, кустарников, полукустарников, кустарничков, трав, мхов и лишайников;

2) эдафические, или внутрипочвенные, которые предварительно можно разделить на мицелярные, состоящие преимущественно из мицелия грибов (доминируют гифекторы), и микробные (доминируют микробекторы);

3) выполняющие, или слои планктонных организмов (доминируют сестонекторы).

О структуре эдафических слоев геоботаники пока имеют, как мне кажется, очень смутное представление. Микологи ее не исследуют, результаты исследований микробиологов геоботаниками почти не используются. Комплексные работы в этом направлении не ведутся.

О структуре основных слоев мы знаем, конечно, гораздо больше, но исследованию подвергались преимущественно или надземные их ярусы, или, наоборот, подземные, но никак не слои в целом.

Среди ряда возникающих здесь вопросов особый интерес представляет вопрос о зависимости слоев друг от друга, их взаимной обусловленности и связях.

Здесь привлекают внимание консортивные отношения — одна из интереснейших глав будущей фитоценологии. Ядрами консорций первого разряда являются автотрофные организмы, второго разряда — гетеротрофные. Сами автотрофные виды обычно относительно автономны, т. е. гораздо реже связаны друг с другом непосредственными прямыми отношениями, чем с видами гетеротрофными. Наиболее сложными и многочисленными консорциями, по-видимому, являются именно консорции доминантов. Так, консорция обыкновенного дуба (как и ряда других широко распространенных доминантов) включает несколько сотен различных видов животных и споровых растений. Взаимоотношения здесь сложны и многоступенчаты. Это и понятно, так как консорция — очень сложная, выработанная в процессе длительной эволюции система специализированных, в прямом смысле биоценотических, взаимоотношений. При этом доминантные популяции, доминантные слои, предстают перед фитоценологом в качестве фокусов энергетического обмена и *консортивных связей*.

Важность начатых в Советском Союзе исследований в этой области исключительна.

Характеризуя эдификаторы, В. Н. Сукачев подчеркивал их значительную роль в изменении внешней среды, что прежде всего является следствием осуществляемых этими растениями энергетических процессов, особенно при фотосинтезе. Естественно, что чем больше солнечной энергии и различных веществ вовлекает в биологический круговорот популяция доминанта, тем выше должна быть его роль в преобразовании условий обитания.

Преобразование среды в фитосреду происходит под влиянием как структурных, так и эдафических доминантных популяций. При этом, по существу, происходят два процесса: влияние доминанта на его спутников изъятием из окружающей среды питательных веществ, влаги, углекислого газа, кислорода, солнечной радиации (ослабление света) — это процесс, который можно назвать *аллелосполией* (от греческого allelon — взаимно и spolio — отнимать), и путем выделения в окружающую среду продуктов жизнедеятельности — *аллелопатии*.

Первый процесс обедняет среду, но приводит к увеличению живого вещества фитоценоза, т. е., говоря кибернетическим языком, происходит ввод в систему фитоценоза энергетических ресурсов и вследствие этого увеличение в нем негэнтропии и упорядоченности системы; второй же процесс является обратным, ведущим к энтропии в фитоценозе, к выводу из системы веществ и энергии, а вместе с тем к накоплению элементов фитоценотической среды.

Способностью изменять среду или создавать фитосреду обладают в большей или меньшей степени популяции всех доминирующих видов. При этом, как разъяснил Т. А. Работнов (1962), растения могут оказывать текущее влияние на среду, не изменяя ее коренным образом, что особенно имеет место в климаксовых сообществах, и влияние их может быть кумулятивным, постепенно нарастающим, что наблюдается, в частности, при сингенетических сменах.

Создаваемая преимущественно эдификатором фитоценотическая среда является необходимым условием существования в сообществе целого ряда видов; благодаря этому они находятся в косвенных отношениях с эдификатором. Более того, фитосреда очень часто представляет необходимое условие для развития второстепенных слоев сообществ. В фитоценозе, таким образом, кроме консортивных связей между видами, существуют их особые *фитосредные связи*, центром которых опять-таки являются популяции доминантов.

Исследования средообразующей роли доминантов желательно связывать с изучением их энергетической роли. Без этого трудно даже сравнивать доминанты друг с другом. Так, например, сравнение мезофильных деревьев умеренной зоны с ксерофильными деревьями пустынной зоны может привести к ошибочным выводам. Ксерофильные деревья при равной органической массе, равном опаде, равном затенении ими почвы, из-за общей аридности среды меньше преобразуют ее, хотя по энергетике они, вероятно, превосходят деревья-мезофиты. Без учета таких особенностей можно необоснованно понизить ксерофильный доминант в его фитоценотическом ранге.

Если мы не хотим опуститься до изучения растительности лишь как случайного собрания особей, как безграничных континуумов в самом дурном понимании этого термина, то, что бы мы ни изучали в растительном покрове, энергетику ли его, средообразование, борьбу за существование, конкуренцию, мы должны исходить из того, что сообщество — это исторически сложившаяся закономерная система с вполне определенными взаимоотношениями, реализующимися в виде консортивных и фитосредных связей, которые в подавляющей массе сообществ фокусируются в популяциях доминантов. Такой подход к фитоценозу не представляет, конечно, ничего неожиданного, так как советские фитоценологи никогда не упускали из поля зрения фитоценотические связи, считая, что взаимоотношения растений как друг с другом, так и с условиями среды являются основным свойством фитоценоза (Сукачев, 1926—1928).

В настоящее время происходит энергичный процесс внедрения в биологию математики и кибернетики — науки об управлении саморегулирующихся систем. У кибернетики есть весьма важные для фитоценологии особенности: эта наука исследует не только связи внутри системы, но одновременно, основываясь на втором законе термодинамики, и энергетику совершающихся процессов, ставя конечной целью создание механизмов управления системой.

Математический аппарат кибернетики по отношению к растительному сообществу пока не разработан. Тем не менее весьма возможно, что со временем будет создана кибернетическая теория фитоценоза. Если это так, то несомненно, что доминанты как наиболее мощные рычаги внутри саморегулирующейся системы, называемой фитоценозом, как фокусы консортивных и фитосредных связей в нем, как наиболее обильные источники информации займут важнейшее место в этой будущей теории.

Что касается энергетики доминантных популяций, а им принадлежит львиная доля в энергетической деятельности фитоценоза (до 50—100% одного только фотосинтеза), то вне всякой зависимости от кибернетики важность ее изучения подчеркивалась советскими геоботаниками не один раз. Крайне важно, — пишет Е. М. Лавренко (1947), — «изучить роль эдификаторов в круговороте веществ биосферы, имея в виду как усвоение и отдачу веществ, получаемых растением из почвы, так и газообмен» (стр. 11).

В этой области имеются некоторые успехи, однако результаты исследований энергетики, круговоротов веществ и биологической продуктивности, по сравнению с тем, что нужно сделать, еще очень малы. Нужно думать, что предполагаемые пятилетние исследования по международной программе принесут большие результаты. Нельзя упускать из вида, что изучение продуктивности биологических синтезов, круговорота энергии и веществ, ежегодно производимой и накапливаемой доминантными популяциями биологической массы, может дать много полезного не только для познания планетарной и региональной роли растительного покрова и его доминантов, но и для народнохозяйственных целей.

Одной из интересных и, можно сказать, еще не открытых областей хорологии является исследование ареалов доминантов. Топография ареала является здесь гораздо более сложной, чем у обычных видов (ингредиентов). Видимо, впервые о «ценологическом ареале» писал Н. Я. Кац (1948), затем мы (Быков, 1953—1957) предложили вычленять внутри ареала эдификаторную и ассектаторную части, что было показано на примере ареала *Juglans fallax*. В. Б. Куваев (1965) продемонстрировал это еще на нескольких примерах. В общем для большей части ареалов доминантных видов возможно выделение формационной области (доминантной), где вид образует формацию, ингрегационной (субдоминантной), где вид является субдоминантом и может связывать в одну ингрегацию сообщества, принадлежащие к разным формациям, и, наконец, ингредиентной области, где он выступает лишь в качестве ингредиента, или ассектатора.

Исследование ареалов доминантных видов может дать много полезного для познания топографии ареалов, выяснения закономерностей сложения полидоминантных формаций и познания последующих изменений ареалов доминантных видов. Более того, на очередь должны быть поставлены и географические исследования доминантных слоев, а также изучение географической изменчивости доминантных консорций.

Очень важны вопросы, связанные с эволюцией растительных формаций.

По составу доминантных популяций в сообществах можно судить о большей или меньшей древности определенных формаций. В этом отношении следует различать следующие группы популяций.

1. Симбиотически сопряженные популяции, например популяции *Quercus robur* и его активнейшего микоризообразователя *Scleroderma verrucosum*, которая образует «мощную плоскотяжистую грибницу, разрыхляющую почву любой плотности» (Зерова, 1955, и др.); подобная сопряженность высших растений имеется, вероятно, и с популяциями водорослей и бактерий (альготрофизм и бактериотрофизм). Сопряженные в симбиозе популяции доминантов и субдоминантов могут рассматриваться как свидетельство очень длительной эволюции двух популяций при совместном существовании в сообществах. Эволюция фитосоциальных отношений при этом порой заходила настолько далеко, что симбиотически сопряженные доминанты соединялись друг с другом в образования совершенно нового качества, в своеобразные организмы, каковыми являются лишайники — продукты фитоценотической эволюции.

2. Биоэкологически сопряженные популяции, т. е. ассоциированные друг с другом благодаря создаваемым одной из популяций благоприятным условиям обитания для другой; например популяции *Picea obovata* и *Vaccinium myrtillus*. Они обладают уже меньшей

специфичностью, так как средовлияние целого ряда доминантов может быть более или менее аналогичным; в результате, в сообществах, принадлежащих к различным формациям, могут найти подходящие условия популяции одного и того же субдоминанта. Это явление может рассматриваться или как следствие фитоценогенетического родства формаций, или как свидетельство их параллельного, достаточно близкого развития.

3. Экологически сопряженные популяции, т. е. сопряженные благодаря более или менее одинаково подходящим для обеих популяций условиям обитания; например популяция *Haloxylon persicum* и *Carex pachystylis*. Ассоциированность здесь определена не столько фитоценотическими отношениями, сколько средой.

Возможно, что анализ сопряженности доминирующих популяций принесет новые сведения о фитоценогенезе формаций. Можно предполагать, что и тщательное исследование доминантных консорций, которые несомненно являются результатом очень длительной эволюции консортивных связей в фитоценозах, послужит той же цели.

Рассматривая состав доминантов и субдоминантов Советского Союза, мы обнаружили, что наибольший процент их содержат следующие семейства (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Наиболее насыщенные доминантами семейства

Семейства	Количество		Процент
	видов	доминантов и субдоминантов	
Zosteraceae	5	5	100
Cupressaceae	22	20	91
Nymphaeaceae	8	7	87
Pinaceae	45	36	80
Fagaceae	22	17	77
Betulaceae	64	44	70
Ulmaceae	15	9	60
Typhaceae	12	7	58
Equisetaceae	13	7	55
Vacciniaceae	9	5	55
Aceraceae	25	9	37
Ericaceae	50	18	36
Salicaceae	193	64	33
Potamogetonaceae	45	13	29
Polypodiaceae	103	28	27
Gramineae	990	244	24
Cyperaceae	534	124	23
Tamaricaceae	43	9	21
Oleaceae	25	5	20
Chenopodiaceae	348	56	16
Rosaceae	702	104	14
Zygophyllaceae	48	5	10

Легко заметить, что наибольшую насыщенность доминантами имеют наиболее древние группы растений нашей флоры — голосеменные (*Cupressaceae*, *Pinaceae*), папоротникообразные (*Equisetaceae*, *Polypodiaceae*), *Monochlamydeae* (*Fagaceae*, *Betulaceae*, *Ulmaceae*, *Salicaceae*, *Chenopodiaceae*), затем такие древние семейства, как *Vacciniaceae*, *Ericaceae*, *Aceraceae*, *Oleaceae*, *Rosaceae* и *Zygophyllaceae*, а из однодольных растений — *Gramineae*, *Cyperaceae*. Среди водной растительности сюда попадают такие древние семейства, как *Nymphaeaceae*, *Typhaceae*.

Обращает на себя внимание тот факт, что самые сложные и фитоценотически наиболее развитые ассоциации, имеющие, в частности, симбиотически сопряженные слои, более всего представлены в этой же группе семейств (*Pinaceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Salicaceae*).

ТАБЛИЦА 4

Наиболее насыщенные доминантами роды

Роды	Количество		Процент
	видов	доминантов и субдоминантов	
Abies	8	8	100
Larix	8	8	100
Pinus	12	12	100
Juniperus	22	20	91
Picea	8	7	90
Equisetum	13	11	84
Hordeum	12	10	83
Alnus	12	10	83
Ephedra	9	7	77
Quercus	19	14	73
Cobresia	14	10	71
Vaccinium	7	5	71
Elymus	18	12	69
Betula	40	26	65
Populus	25	16	64
Amygdalus	15	9	60
Typha	12	7	58
Eriophorum	12	7	58
Ulmus	12	7	58
Avenastrum	14	6	43
Fraxinus	12	5	41
Dryopteris	25	10	40
Deschampsia	13	5	38
Acer	25	9	36
Festuca	51	19	35

О том же самом говорит и родовой состав доминантов (табл. 4).

Все сказанное лишний раз свидетельствует о том, что доминанты — это растения, обладающие исключительной жизнеспособностью и конкурентной мощностью. Именно поэтому они с триумфом прошли сквозь тысячелетия до современности, оказавшись, как пишет Е. М. Лавренко (1947), «подлинными победителями в борьбе за существование» (стр. 6). Понятно, что и с этой стороны такие растения представляют необычайный интерес для ботаника.

Итак, проблема эдификаторов даже при очень неполном и поверхностном рассмотрении вырисовывается перед нами как чрезвычайно многогранная. Она представляет прежде всего самый общий интерес, особенно ввиду исключительной роли главенствующих в биосфере видов растений в преобразовании солнечной энергии в энергию биохимическую, обусловливающую мощный круговорот веществ на земной поверхности, непрерывный синтез и накопление огромных количеств органического вещества. Эта проблема имеет общебиологическое значение, в частности в отношении роли доминантов в эволюции растительного мира. Она представляет интерес и для познания закономерностей сложения сообществ. В общем, рассматриваемая проблема является очень важной частью изучения органического мира на биоценотическом уровне (Лавренко, 1964).

ЛИТЕРАТУРА

Блюменталь И. Х. и О. Л. Петровичева. (1951). Геоботанический очерк высокогорных мелкоосоковых пастбищ северо-западного Кавказа. Уч. зап. ЛГУ, 143, сер. биолог., 30. — Блюменталь И. Х. и Т. А. Попова. (1950). Геоботанический очерк формации овсяницы джимильской на северо-западном Кавказе. Тр. Лен. общ. естествоиспыт., 3. Ботаника. — Буторина Т. Н. (1963). Экологический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций. В сб.: Типы лесов Сибири. — Быков Б. А. (1949). Эдификаторы растительных формаций Советского Союза. Вестн. АН КазССР, 3. — Быков Б. А. (1953—1957). Геоботаника, 1-е изд. (1953), 2-е изд. (1957). — Быков Б. А. (1954). О составлении «Флоры эдификаторов». Бот. журн., 4. — Быков Б. А. (1960. 1962, 1965). Доминанты растительного покрова СССР, 1—III. — Быков Б. А. (1962). О составе некоторых формаций и ингрегаций (к вопросу об использовании геоботанического метода в исторической географии растений). Тр. Инст. бот. АН КазССР, 13. — Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. Бюро по прикл. бот., 13, 3. — Гордягин А. Я. (1922). Растительность Татарской республики. В кн.: Географическое описание Татарской АССР, 1. — Зерова М. Я. (1955). Микоризообразование у древесных пород в условиях Украинской ССР. Тр. конф. по микотрофии растений. — Ильинская С. А. (1963). Изучение синузиальной структуры лесных сообществ. В сб.: Типы лесов Сибири. — Кац Н. Я. (1948). Фитоценоз и вид. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 2. — Куваев В. Б. (1965). Понятия голо- и ценоареала на примере некоторых лекарственных растений. Бот. журн., 8. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, II. — Лавренко Е. М. (1947). Об изучении эдификаторов растительного покрова. Сов. бот., 1. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, 1. — Лавренко Е. М. (1964). Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. Изв. АН СССР, сер. биолог., 1. — Лопатин В. Д. (1960). К вопросу о взаимосвязях между ценотипами растений-эдификаторов и их ареалами. ДАН СССР, 148, 4. — Марков М. В. (1958). О доминантах фитоценоза по работам советских геоботаников. Бот. журн., 4. — Морозов Г. Ф. (1931). Учение о типах насаждений. — Ниценко А. А. (1965). О фитоценотипах. Бот. журн., 6. — Номоконов Л. И. (1958). Луговые фитоценотипы Енисейской поймы и способы их выделения. Тр. Вост.-Сиб. ФАН СССР, сер. биолог., 7. — Пачоский И. К. (1917). Описание растительности Херсонской губернии. Ч. 2. Матер. по исслед. почв и грунтов Херсонск. губ., 2. — Поплавская Г. И. (1924). Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной заповедной степи. Аскания-Нова. Журн. Русск. бот. общ., 9. — Работнов Т. А. (1962). Некоторые вопросы изучения эдификаторов. В сб.: Проблемы ботаники, VI. — Раменский Л. Г. (1935). О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии. Сов. бот., 4. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное исследование земель. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков и Н. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Соколов С. Я. (1947). Фитоценотические типы. ДАН СССР, нов. сер., 56, 2. — Сукачев В. Н. (1926—1928). Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). Изд. 3-е (1926), изд. 4-е (1928). — Трасс Х. Х. (1963а). Доминанты и их типы (по поводу монографии Б. А. Быкова «Доминанты растительного покрова СССР»). Уч. зап. Тартуск. унив., 136. — Трасс Х. Х. (1963б). О типологии доминантов растительных сообществ. Бюлл. МОИП, отд. биолог. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Braun-Blanquet J. (1951). Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. — Braun-Blanquet J. et J. C. Pavillard. (1925). Vocabulare de sociologie végétale. — Clements F. E. (1936). Nature and structure of the climax. Ecology, 24, 1. — Curtis J. T. (1955). A prairie continuum in Wisconsin. Ecology, 4. — Drude O. (1890). Über Prinzipien in der Unterscheidung von Vegetationsformationen, erläutert an der centraleuropäischen Flora. Engler Bot. Jarb., 11. — Du-Rietz G. E. (1921). Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. — Du-Rietz G. E. (1930). Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. — Luppi M. A. M. (1961). Primo contributo alla micologia della copertura morta dei boschi di latifoglie. Allionia, 7. — Pavillard J. (1919). Remarques sur la nomenclature phytogeographique. — Pavillard J. (1954). Sur la valeur sociologique des especes en phytosociologie. Bull. Soc. Bot. France, 101, 3—4. — Weaver J. E. a. F. E. Clementns. (1936). Plant ecology.

Институт ботаники
Академии наук
Казахской ССР,
г. Алма-Ата.

THE PROBLEM OF THE EDIFICATORS OF THE VEGETATIONAL COVER

By B. A. Bykov

SUMMARY

The article comprises a concise review of the existing classifications of phytocoenotypes and the following classification proposed by the author: condominants, the bi- or multispecific populations of which constitute the major layers of plant communities; dominants, the population of each of which forms the main layer, is the most productive and exerts the greatest influence on the environment (the dominants are subdivided into patulectors, predominating in sparse stands, densectors, predominating in dense stands, connectors, also dominating in dense stands,

but interconnected by their rhizomes, t e r r e c t o r s, inhabiting the surface of the soil, h y p h e c t o r s, dominating in the plexus of hyphae, m i c r o b e c t o r s, dominating, in the accumulations of micro-organisms, and s e s t o n e c t o r s, dominating as plankton); s u b d o m i n a n t s and s u b c o n d o m i n a n t s form secondary layers and are subdivided into the same groups as condominants and dominants; e s o d o m i n a n t s, the populations of which prevail in the consortia of dominants or in microcoenoses (c o n s o r b e n t s and d o m i n u l e n t s); i n g r e d i e n t s or assectators, all the rest participants of a phytocoenose. Condominants, dominants and subdominants may be climaxic, proclimaxic, aclimaxic and serial.

The importance of the investigations of the role of dominants in the formation of the structure of communities is emphasized. The investigations of dominant consortia and consortial connections is considered to be one of the most promising and interesting aspect of the problem.

The transformation of the environment by dominants is regarded by the author as comprising two processes: the influence exerted on the environment and organisms by means of the d i s c h a r g e of the products of dissimilation designated as allelopatia, and the influence exerted by means of c o n s u m p t i o n of nutrients, water, carbon dioxide, oxygen, decreasing the light intensity etc. designated as allelospolia. The investigation of the interrelations between the dominants and the environment involves the study of the energy balance of these two processes.

A still unexplored realm open for research is the chorology of dominants. It is proposed to distinguish the formational, ingregational (subdominant) and ingrediental part of their distribution areas.

Very important are the problems associated with the evolution of plant communities. From the composition of dominant populations greater or lesser antiquity of formations can be estimated, it being important to discern the symbiotically associated populations of dominants and subdominants (the most long-term evolution of communities), the bio-ecologically associated populations (the association being determined by the environment formed by the dominant), ecologically associated populations (the association being determined by the environment).

The most saturated with dominants in the flora of the U. S. S. R. are the ancient groups of plants, *Gymnospermae*, *Pteridophyta* and *Monochlamydeae*, and among monocotyledons-grasses and sedges. Symbiotically associated populations are also most widely represented in these groups.

УДК 582.632.2 (479)

Ю. Л. Меницкий

К СИСТЕМАТИКЕ КАВКАЗСКИХ РОБУРОИДНЫХ ДУБОВ ЦИКЛА *PEDUNCULATAE*. I. *QUERCUS PEDUNCULIFLORA* C. KOCH

С 2 рисунками

(Получено 14 III 1966)

G. L. MENITSKY. A CONTRIBUTION TO THE TAXONOMY OF THE CAUCASIAN ROBUROID OAKS BELONGING TO THE CYCLE *PEDUNCULATAE*. I. *QUERCUS PEDUNCULIFLORA* C. KOCH

Одна из наиболее распространенных и филогенетически обоснованных систем рода *Quercus* принадлежит В. П. Малееву (1935), базировавшемуся при ее построении главным образом на исследованиях Ёрстеда (Oersted, 1867) и Стефанова (Stefanoff, 1928). Малеев (1935) относит все дубы умеренного пояса Старого Света к подроду *Lepidobalanus* (Endl.) Oerst. и подразделяет его на 4 секции: *Cerris* (Spach) Oerst., *Cerridopsis* Maleev, *Dentatae* Schneid. и *Eulepidobalanus* Oerst. Последняя секция (как и подрод) содержит типовой вид рода — *Q. robur* L. и поэтому по правилам ботанической номенклатуры должна называться секцией (подродом) *Quercus*. Эта секция в понимании Малеева включает все дикорастущие на Кавказе дубы за исключением *Q. castaneifolia* C. A. Mey. Она характеризуется короткими расширенными столбиками пестичных цветков, мелкими, прижатыми чешуйками плюски, разделенным почти до основания околоцветником тычиночных цветков, зубчатыми или глубоколопастными листьями и опадающими прилистниками. Робуроидные дубы включены Малеевым в подсекцию *Robur* Reichb. (=sect. *Roburoides* Schwarz subsect. *Roburiformes* Schwarz+sect. *Robur* Reichb. em. Schwarz+sect. *Dascia* Ky., p. pte; =subsect. *Pedunculatae*+subsect. *Sessiliflorae* A. Camus), которой должно быть присвоено название subsect. *Quercus*. Виды этой подсекции имеют опадающие на зиму крупнозубчатые или глубоколопастные листья и мужские цветы, околоцветник которых разделен почти до основания на узколанцетные доли. Кавказские виды робуроидных дубов делятся Малеевым на 2 группы, называемые здесь нами циклами: 1. *Pedunculatae* Maleev (=sect. *Robur* Reichb. em. Schwarz; =subsect. *Pedunculatae* A. Camus). Виды, входящие в этот цикл, характеризуются длинной плодоножкой; 2. *Sessiliflorae* Maleev (=sect. *Roburoides* Schwarz subsect. *Roburiformes* Schwarz+sect. *Dascia* Ky. subsect. *Esculus* Schwarz ser. *Lanuginosae* Simk., p. pte.; =subsect. *Sessiliflorae* A. Camus).

Цикл *Sessiliflorae* содержит виды, характеризующиеся почти сидячими цветками и плодами, или короткой плодоножкой, по размерам не превышающей черешка листа. К циклу *Pedunculatae* принадлежат, по Малееву (1935), кавказский вид *Q. hartwissiana* Stev. и викарирующие виды — *Q. armeniaca* Ky. (Малая Азия и Турецкая Армения) и *Q. stranjensis* Turril. (Болгария), составляющие ser. *Hartwissianae* Maleev; кавказские виды *Q. robur* L., *Q. imeretina* Stev., *Q. pedunculiflora* C. Koch, объединенные

Малеевым в ser. *Euroburi* Maleev, *Q. longipes* Stev., *Q. erucifolia* Stev. и малоазиатские *Q. haas* Ky., *Q. curdica* Wentz. (ser. *Haas* Maleev); Шварц (Schwarz, 1937) включает виды цикла *Pedunculatae* в секцию *Robur* Reichb. em. Schwarz, причем ser. *Hartwissianae* Maleev соответствует его ser. *Primitivae* Schwarz, а ser. *Euroburi* Maleev и ser. *Haas* Maleev соответствуют, по Шварцу, ser. *Pedunculatae* Lojacono. В настоящей работе нами будут рассмотрены виды ser. *Euroburi* Maleev и ser. *Haas* Maleev Кавказа и сопредельных районов, таксономия которых еще недостаточно разработана.

Причиной описания большого числа весьма близких видов робуроидных дубов (по сводке Малеева [1935] на Кавказе насчитывается 14 видов) несомненно является типологическая концепция вида, господствовавшая в начале и середине XIX в., которой следовали Стевен (Steven, 1857) и Кох (Koch, 1849) — авторы большинства признаваемых для Кавказа видов. Общепризнанный в настоящее время полиморфизм и политипизм дубов (Stebbins, 1950, 1959), а также существование обширных зон интрогрессивной гибридизации (Cousens, 1961, 1962, 1963, показал это для европейских видов; Palmer, 1948; Bartlett, 1951; Muller, 1952, 1961а, 1961б; Tucker a. Muller, 1956; Cooperrider, 1957; Silliman, 1958; Hadfield, 1961; Tucker, 1961; Tucker и др., 1961; Burck, 1962, 1963; Forde a. Farris, 1962, и др. — для американских видов).

Эти зоны, обусловленные, по-видимому, как сравнительно недавней миграцией некоторых видов, так и деятельностью человека, создают весьма запутанную картину таксономических связей видов: их морфологические границы часто становятся расплывчатыми и трудно уловимыми при работе только над гербарным материалом. Ю. Н. Воронов (1930) и Малеев (1935), работы которых оказали существенное влияние на современные представления о таксономии этой группы, по-видимому, столкнулись со значительными трудностями при установлении объема и ареалов видов кавказских дубов и были вынуждены вернуться ко взглядам Стевена и Коха. Каждый описанный ранними авторами вид, порой без достаточного знания изменчивости признаков в их популяциях и при игнорировании гибридизационных процессов, принимался Вороновым и Малеевым за географическую расу, а как таксономические признаки таких рас во многих случаях рассматривались признаки лишь нескольких случайно собранных образцов, а подчас и одного типового экземпляра.

Д. И. Красильников (1964) справедливо указывает, что изучение групповой изменчивости, на основе которой должны выделяться таксоны всех рангов, подменялось изучением индивидуальной изменчивости; причем при незначительных объемах изучаемых выборок из популяций этих видов при большом полиморфизме дубов очень легко придать таксономический ранг отдельным уклоняющимся образцам. Номенклатурные виды Стевена и отчасти Коха, которые были чисто механически преобразованы Ю. Н. Вороновым (1930) и принявшим его построения Малеевым (1935) в географические расы, в настоящее время приводятся почти во всех определителях и сводках по дубам этого района. К числу исследователей, внесших существенный вклад в познание таксономии кавказских дубов, в первую очередь принадлежит Я. С. Медведев. Гербарные сборы Медведева охватывают почти все районы произрастания дубов на Кавказе и свидетельствуют о прекрасном знакомстве с фактическим материалом. Объем видов, который он принял при обработке материала (Медведев, 1908, 1919), естественно показался слишком «широким» Малееву с его гербарно-типологическим подходом к систематике этой группы, хотя в своих теоретических работах (Малеев, 1933 и др.) он высказывал прогрессивные идеи по вопросам теории вида и видообразования. Существенным недостатком работы Медведева является неудовлетворительная разработка им внутривидовой систематики, выразившаяся в описании большого количества «безареальных» форм и разновидностей, вне связи с развитием видов. Несмотря на это, описанные им формы и указания на места произрастания имеют большую документальную ценность и послужили материалом для последующих исследователей.

Большой интерес представляют работы В. Н. Андреева (1927, 1957), Г. Д. Ярошенко (1935), Д. И. Сосновского (1940, 1943), А. Л. Тахтаджяна (1941) и некоторых других исследователей, посвященные изучению изменчивости признаков и таксономии отдельных видов этой группы. Обрабатывая материал для «Флоры Кавказа», А. А. Гроссгейм (1945) в основном придерживался системы и объема видов, принятых Малеевым (1935, 1936), но все же был вынужден объединить ряд видов, ввиду значительной изменчивости, а порой фактического отсутствия разделяющих их признаков. Монографии О. Шварца (Schwarz, 1936—1937) и А. Камю (Camus, 1938) отличаются оригинальными системами рода и содержат более точные описания видов, объем которых в основном совпадает с объемом видов, принятым Малеевым (1936).

Наиболее подробное исследование таксономии кавказских дубов, проведенное на основе биометрического изучения внутрипопуляционной и межпопуляционной изменчивости видов, принадлежит Красильникову (1957, 1962, 1964). Красильников на большом материале установил амплитуды индивидуальной изменчивости важнейших морфологических признаков и дал оценку их таксономической значимости. Объем выделенных им видов кавказских робуроидных дубов на основе фактически существующего между ними хиатуса по комплексу признаков в основном совпадает с объемом, установленным для видов этой группы исследователями, хорошо знакомыми с изменчивостью их признаков в природных популяциях. На основе изучения большого собственного материала из Западного Кавказа, а также гербарного материала из районов Восточного Закавказья, Малой Азии и Европы Красильников разработал внутривидовую систематику некоторых видов робуроидных дубов, приняв за внутривидовую таксономическую единицу подвид — морфологически обособленную региональную группу популяций, а не отдельные уклоняющиеся (индивидуальные) формы и разновидности, он также изложил свои взгляды по истории развития этих видов. Однако недостаточное знакомство с дубами Восточного Кавказа и полное игнорирование процессов интрогрессивной гибридизации, ареной которых являются почти все районы совместного произрастания двух или нескольких видов дубов, привели его, как нам кажется, к некоторым ошибкам, которые, однако, не снижают высокой фактической ценности его работы.

Материал и методика

В течение летних сезонов 1963—1965 гг. нами были предприняты поездки по основным районам произрастания робуроидных дубов Кавказа, проведены массовые сборы гербарных образцов. Последующая биометрическая обработка собранного материала имела целью уточнение объема видов и изучение процессов интрогрессивной гибридизации, о существовании которых у кавказских дубов почти ничего не было известно. Кроме собственных сборов, использовался гербарный материал Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН'а), Кубанского сельскохозяйственного института (любезно предоставленный нам проф. И. С. Косенко), институтов ботаники Грузинской ССР, Армянской ССР, Азербайджанской ССР, а также типовые образцы гербария Х. Стевена, хранящиеся в Государственном музее Грузии, в г. Тбилиси. Названия видов приводятся по «Флоре СССР», точное определение которых гарантирует лишь карта с указанием ареалов (Воронов, 1930; Малеев, 1935). Места сборов, число экземпляров и условные обозначения популяций приведены нами в другой статье (Меницкий, 1966, табл. 1).

Методика сборов заключалась в следующем. С каждого дерева выбирался 1 побег, по возможности с плодами, и при биометрической обработке измерялся один лист с каждого побега. Как известно, листья робуроидных дубов довольно изменчивы по форме и размерам в пределах побега, а также у различно расположенных побегов в пределах кроны (Brenner, 1902; Андреев, 1927; Ярошенко, 1935; Малеев, 1936, 1951; Красильников,

1957, 1962; Cousens, 1963, и др.). При выборе образца мы учитывали расположение дерева в лесу, освещенность кроны, а также характер побега. Собирались неповрежденные весенние побеги преимущественно у одиночно стоящих незатененных деревьев с южной стороны нижней части периферии кроны, которые обычно имеют наиболее характерные для вида листья. Подобная методика сборов для последующей биометрической обработки используется большинством европейских и американских исследователей при изучении интрогрессивной гибридизации.

При выборе листа на побеге, подлежащего измерениям, мы руководствовались соображениями Мейкнехта (Meijknecht, 1955), предлагавшего выбирать для измерений лист с определенным порядковым номером (например, № 1, № 2, и т. д. от вершины побега), коэффициент вариации которого при изучении межпобеговой изменчивости листьев с этим порядковым номером окажется наименьшим. Такие листья или группы обычно наиболее развиты и полностью проявляют систематические признаки вида, что, вероятно, объясняется завершенностью морфогенеза листьев на данном участке побега по сравнению с листьями других порядковых номеров, которые по тем или иным причинам не достигают полного развития и поэтому более изменчивы в пределах кроны. Данные статистической обработки показывают, что наиболее стабильные и в то же время наиболее крупные, хорошо развитые листья концентрируются на конце побега, несколько реже, обычно при повреждении верхушки, в средней его части.

Выбор листа с определенным порядковым номером (для исследуемых нами видов это 3-й и 4-й лист) обеспечивает некоторую рендомизацию материала, используемого для биометрического изучения. Однако мы сознательно не проводили полной рендомизации, так как это привело бы к несопоставимым результатам при сравнении популяций ввиду различной в разных районах повреждаемости листьев и ветвей дуба грибковыми и другими заболеваниями, чрезвычайно сильно изменяющими их морфологию. Осенью такие заболевания широко охватывают дубовые древостои, затрудняя сбор материала. Кроме того, проведение полной рендомизации повлекло бы за собой необходимость изучения листьев не только весенних, но и летних и осенних побегов, сильно видоизмененных и не типичных для вида; листья побегов с сильно вытянутыми междоузлиями имеют нарушенные пропорции, совершенно непригодны для изучения. Однако некоторые незнакомые с данной группой коллекторы, вероятно, стремясь сделать свои сборы репрезентативными для исследуемого ими района, в целях рендомизации материала собирают их и тем самым заполняют гербарии непригодными для таксономической обработки образцами. Несомненно, в выборе побега имеются элементы произвола, или, как выражаются английские авторы, «personal bias», а некоторая рендомизация, достигаемая выбором определенного листа на побеге, выбором побега с определенного, каждый раз одинакового участка кроны лишь частично устраняет последний. Однако большие размеры выборок при случайном выборе деревьев делают их достаточно репрезентативными и сводят влияние «personal bias» к минимуму.

С целью уточнения объема видов нами использовались методы многомерного статистического анализа — вычисления оценок различия между многомерными распределениями вероятностей значений переменных (измеренных признаков) для популяций разных видов и дискриминантный анализ. Вычисление оценок различий дает возможность судить о таксономическом сходстве видов, дискриминантный анализ позволяет выделять группы признаков, наиболее существенных для определения таксонов, а также облегчает изучение интрогрессивной гибридизации. Методика подробно изложена нами в более ранней статье (Меницкий, 1966), где приведены оценки различий между популяциями разных видов в терминах информационных количеств.

В настоящей работе дается геометрическая интерпретация одного компонента информационной дивергенции, который обусловлен различием векторов средних значений сравниваемых популяций. Этот компонент

J (1,2; μ) приблизительно соответствует расстоянию Махаланобиса между популяциями (D^2). На графике (рис. 1) кружки, соответствующие популяциям цикла *Pedunculatae* находятся на расстоянии друг от друга, пропорциональном **D**. Таким образом, **D** является одним из математических показателей степени таксономического различия популяций изучаемых видов при одновременном учете многих (10) коррелированных признаков. При выборе признаков мы учитывали практический опыт исследователей, критически обрабатывавших виды этой группы, и использовали большинство признаков, вошедших в определительные таблицы

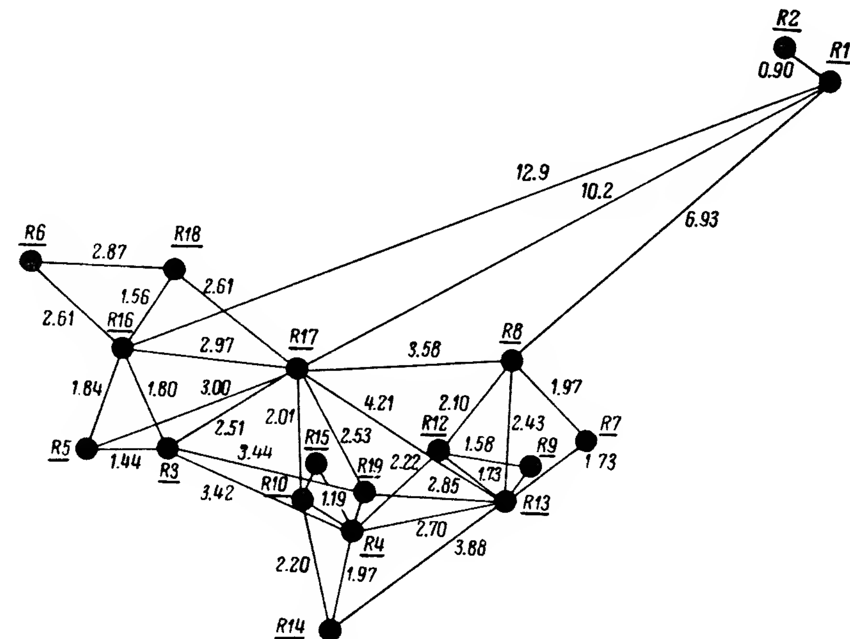


Рис. 1. Схема таксономических отношений видов цикла *Pedunculatae*. Цифрами обозначены величины оценок различий между популяциями, $\sqrt{J(1,\ 2;\ \mu)}$.

и диагнозы. Анализ таксономических признаков робуроидных дубов, проведенный Малеевым (1935), дал ему возможность утверждать, что для различения видов и оценки степени их примитивности большое значение имеют лишь признаки листа и плода; особенности строения тычиночных и пестичных цветков и некоторые признаки анатомического строения желудей существенны лишь при установлении крупных подразделений рода. К аналогичным выводам пришел и Красильников (1962), на большом материале изучив изменчивость размеров некоторых органов мужских и женских цветков.

Нами были произведены промеры следующих частей листа: длина и максимальная ширина листовой пластинки (в мм), число лопастей, число интеркалярных жилок, доходящих по крайней мере до середины длины полупластинки, глубина выемок между лопастями, тангенс угла отхождения лопастей, глубина ушек или выемок у основания листа, плотность расположения третичных жилок, длина черешка (в мм), расстояние от вершины листа до максимального расширения листовой пластинки, длина плодоножки (до первого желудя) и диаметр плюски. Кроме того, учитывались 2 качественных признака — характер расположения чешуй плюски желудя и наличие или отсутствие опушенности листовой пластинки. При вычислении показателей таксономического различия некоторые количественные признаки использовались не в абсолютном значении, а в отношении к другим признакам: так, вместо абсолютной длины

листовой пластинки использовалось отношение длины к ширине; средняя глубина лопастей, положительно коррелированная с шириной листовой пластинки, учитывалась в отношении к последней. Такая трансформация проводилась с целью получения признаков более стабильных и, возможно, менее коррелированных друг с другом (см. Меницкий, 1966). Как показали вычисления, различия распределений вероятностей значений двух последних указанных признаков — длины плодоножки и характера расположения чешуй плюски, выраженные в терминах информационных количеств, — оказались незначительными по сравнению с информационной дивергенцией, обусловленной различием распределений вероятностей значений первых 10 количественных признаков, и поэтому мало изменяют оценки различий сравниваемых популяций. Длина плодоножки — признак весьма существенный лишь при различении циклов, но внутри них почти не имеет дискриминантной ценности. Характер строения и расположение чешуй плюски существенны для выделения секций подрода *Lepidobalanus* (=подрод *Quercus*), а в интересующей нас секции *Quercus* довольно однотипны. Незначительная изменчивость толщины чешуй и характера расположения их на плюске носит географический характер и специально будет обсуждаться ниже. Кроме изучения морфологических признаков листа и плода, нами были проведены подсчеты хромосомных чисел видов *Q. hartwissiana* Stev., *Q. iberica* Stev. и *Q. dshorochensis* C. Koch. Никаких различий в числе (2n=24) и морфологии хромосом между этими видами, а также весьма тщательно изученными Нативидаде (Natividade, 1937) видами секции *Quercus* не обнаружено.

Q. pedunculiflora C. Koch

Этот вид описан Кохом (Koch, 1849) из южного Дагестана без более точного указания места сбора типового образца. Ледебур (Ledebour, 1849—1851), Стевен (Steven, 1857) и Декандоль (De Candolle, 1864) не упоминают об этом виде. Буасье (Boissier, 1879) считал его синонимом *Q. pedunculata* Ehrh., Венциг (Wenzig, 1886) — синонимом *Q. haas* Ky., Н. Зеленецкий (1906), Я. С. Медведев (1908, 1919), В. Н. Андреев (1927, 1957), Е. В. Вульф (1947), Н. Стоянов и Б. Стефанов (1948) — опушенной формой или разновидностью черешчатого дуба. Однако большинство позднейших монографов вслед за Ашерсоном и Гребнером (Ascherson, Graebner, 1908—1913) признают за *Q. pedunculiflora* статус вида (Hayek, 1924; Steffanoff, 1928; Воронов, 1930; Малеев, 1935, 1936, 1951; Schwarz, 1936—1937, 1964; Camus, 1938; Beldie, 1952; Rechinger, 1961). Малеев (1935, 1936, 1951) считает *Q. pedunculiflora* кавказским эндемом, растущим в прикаспийских низменностях, в предгорьях Дагестана и восточного Азербайджана, а также в районах южных предгорий Главного Кавказского хребта (восточнее г. Шемахи). Однако Воронов (1930), впервые высказавший идею о кавказском эндемизме этого вида, допускал возможность отождествления прикаспийского *Q. pedunculiflora* с балканской расой робуроподобного дуба. Большинство исследователей не признает кавказского эндемизма *Q. pedunculiflora* и считает областью распространения этого вида, кроме Восточного Кавказа, Малую Азию, Балканский полуостров, причерноморские районы Болгарии, Румынии, Крыма. Гроссгейм (1945) и вслед за ним А. П. Баядин (1952, 1954) исключили *Q. pedunculiflora* из списка видов кавказских дубов, считая его синонимом описанного Стевеном позже (Steven, 1857) *Q. longipes.*

Характерными признаками *Q. pedunculiflora*, по Коху, (Koch, 1849), являются: отсутствие опушения побегов; обратнояйцевидные тонко серовойлочно опушенные перистонадрезные листья 10—12.5 см длины и 5—6.5 см ширины; сизый цвет нижней и темно-зеленый верхней поверхности листа; короткий (1 см) черешок, длинная плодоножка, достигающая половины длины листа, овальноокруглые чешуи плюски с плоским тупым голым красноватым отстоящим кончиком. Насколько можно судить по рисунку Шварца (Schwarz, 1936—1937), изображающему лист типового

экземпляра, листья этого вида глубоко рассечены, так что выемки между лопастями в средней части листа доходят почти до центральной жилки; имеется большое число интеркалярных жилок, идущих как в углубления между лопастями, так и в верхние и нижние части лопастей; вторичные жилки отходят от центральной под большим углом (tg$\approx$2.3); имеются хорошо развитые ушки, длина которых приблизительно 3 мм. Малеев (1935, 1936, 1951) противопоставляет *Q. pedunculiflora* видам ser. *Haas* и сближает его с черешчатым дубом (*Q. robur*). *Q. pedunculiflora* отличается от *Q. robur*, по Малееву, короткими, до 0.5 см, черешками листа, крупными, хорошо развитыми ушками, мелкоопушенными, реже голыми листьями с 3—5 парами лопастей, углубление между которыми составляет $^1/_5$—$^1/_4$ ширины пластинки, и плоскими темно-бурыми чешуями плюски, заканчивающимися короткими, отстоящими красными кончиками. Обосновывая кавказский эндемизм этого вида, Малеев (1935 : 297) пишет: «Образцы черешчатого дуба с Балканского полуострова, . . . происходящие из района распространения . . . дуба, обычно принимаемого за *Q. pedunculiflora*, имеют некоторые отличия от закавказского *Q. pedunculiflora* главным образом в форме чешуек плюски, ее большем опушении, а также и в листьях. Как это, так и теоретические соображения, заставляющие признать сравнительно более позднее образование *Q. pedunculiflora* на Кавказе, откуда он не мог расселиться до Балканского полуострова, заставляют считать *Q. pedunculiflora* расой эндемичной для Восточного Закавказья и Дагестана, а дуб, распространенный на Балканском полуострове, неправильно обозначаемый тем же названием, расой весьма к нему близкой, но все же отличной от него».

Нами были изучены таксономические признаки и их внутри- и межпопуляционная изменчивость у *Q. pedunculiflora* на территории ареала, указанного Малеевым. Проводились сборы гербарных образцов из окрестностей Махачкалы, Каякента (низменяости и предгорья Дагестана), Худата, Хачмаза, Кубы и Кусаров (низменности и предгорья восточного Азербайджана). Кроме того, в качестве материала для сравнения использовались наши сборы *Q. robur* из окрестностей Пятигорска, Нальчика и Орджоникидзе, *Q. pedunculiflora* из окрестностей Анапы (Западное Предкавказье), а также гербарный материал БИНа, определенный нами как *Q. pedunculiflora* из Молдавии, Крыма, Балканского полуострова, М. Азии и Турецкой Армении.

На основании знакомства с большим гербарным материалом, а также используя литературные данные мы пришли к выводу о том, что описание *Q. pedunculiflora*, данное Кохом в оригинальном диагнозе, и описание Малеева не отражают всего диапазона изменчивости его признаков. Выделенные Малеевым и в настоящее время фигурирующие почти во всех основных сводках по дубам Кавказа признаки, отличающие *Q. pedunculiflora* от близких видов, требуют уточнения и в некоторых случаях серьезного пересмотра, равно как и его таксономический статус. Как известно, концепция монотипического вида признает реальным и неразложимым низшим таксоном географическую расу, представляющую собой географически обособленную группу популяций, все индивидуумы которой обладают хотя бы одним признаком, отличающим их от индивидуумов других таким же образом обособленных групп.

Рассмотрим признаки, которые выдвигает Малеев и ряд других авторов для обоснования видового статуса *Q. pedunculiflora*, а также отличающие этот вид от *Q. robur*, балканской расы *Q. pedunculiflora* auct. (non Koch), *Q. longipes*, *Q. erucifolia*, *Q. haas* и *Q. curdica*.

Окраска нижней поверхности листьев

Воронов (1930), Малеев (1935, 1936, 1951), Камю (Camus, 1938), Гроссгейм (1945), Шварц (Schwarz, 1964) и ряд других авторов отмечают наличие сизой окраски нижней поверхности листьев этого вида. Сизая окраска нижней поверхности листьев *Q. pedunculiflora* указывалась Кохом в диаг-

ТАБЛИЦА 1

Характер чешуй плюски, опушенность, число зубцов на лопастях листьев у *Quercus robur* L., *Q. pedunculiflora* C. Koch, *Q. longipes* Stev., *Q. imeretina* Stev., *Q. haas* Ky., *Q. hartwissiana* Stev.

Вид, место сбора, число образцов	Процент побегов, листья которых имеют зубцы на лопастях; среднее число зубцов на лист	Процент побегов с опушенными листьями	Процент побегов с опушенными верхушками стеблей	Процент побегов, имеющих зеленую и серо-зеленую окраску нижней поверхности листьев	Частота встречаемости плюсок с указанным типом чешуй (в %)						Процент плюсок, имеющих оттопыренный кончик чешуй	Диаметр плюски (в мм)
					Ro	Pe−	Pe+	LoPe−	LoPe+	Lo		
***Q. robur* L.**												
Север европейской части СССР, 192 побега, 17 плюсок	—	94	0	—	29	12	35	6	18	0	71	—
Средняя полоса и Восток европейской части СССР, 250 побегов, 56 плюсок	—	68	0	—	36	23	32	0	9	0	64	—
Запад европейской части СССР, 102 побега, 41 плюска	—	14	0	—	47	39	12	0	0	2	51	—
Юг европейской части СССР, 119 побегов, 61 плюска	—	51	0	—	13	45	16	5	17	3	83	—
Центральное предкавказье, 108 побегов, 31 плюска	77 0—(3.0)—8	0	0	91	16	10	55	13	3	3	81	10 (13.4) —16
***Q. pedunculiflora* C. Koch**												
Северный Дагестан, 115 побегов, 44 плюски	77 0—(3.5)—17	5.2	0	92	34	14	23	14	10	5	61	11 (15.4) —20
Северо-восточный Азербайджан, Худат, Хачмаз, 147 побегов, 77 плюсок	69 0—(2.3)—12	0	0	99	31	9	16	22	4	18	51	11 (15.3) —20
Северо-восточный Азербайджан, Куба, Кусары, 71 побег, 49 плюсок	70 0—(2.1)—8	0	0	100	20	29	31	8	8	4	76	8 (12.7) —16
Западное Предкавказье, Анапский район, 27 побегов, 20 плюсок	89 0—(4.2)—13	92	3	89	5	10	55	5	20	5	90	11 (14.5) —18
***Q. haas* Ky.**												
Турецкая Армения, Анатолия, 19 побегов, 14 плюсок	—	100	32	—	0	21	7	14	43	14	86	—
***Q. longipes* Stev.**												
Сборы по всему ареалу, 302 побега, 132 плюски	86 0—(4.6)—19	65	11	97	17	12	7	37	12	15	68	10 (16.4) —23
***Q. erucifolia* Stev.**												
Восточная Грузия, Мцхета, 30 побегов	97 0—(6.9)—17	100	0	70	—	—	—	—	—	—	—	—
***Q. imeretina* Stev.**												
Кутаиси, 70 побегов, 35 плюсок	23 0—(0.5)—6	0	0	100	34	20	3	14	11	17	48	12 (15.5) —19
***Q. hartwissiana* Stev.**												
Аджария, 45 плюсок	0	—	—	—	13	20	9	27	16	16	72	15— (18.5) —27

нозе, который, однако, писал и о непостоянстве этого признака и выделил особую форму β *virescens* с зеленой окраской нижней поверхности листовой пластинки. Шварц и Камю пишут о широком распространении по всему ареалу вида наряду с сизой (blau-grün) темно-зеленой, серо-зеленой и светло-зеленой окраски нижней поверхности. Медведев (1908) описал форму *glaucescens* черешчатого дуба, для которой в качестве синонимов приводил *Q. pedunculiflora*, с прижатыми или слабо отстоящими кончиками обыкновенно рыжеватых чешуек плюски и сизо-зелеными опушенными снизу листьями и указал следующие места ее произрастания на Кавказе: берега Куры — сел. Караяз, Согут-Булак, Пойлы, б. Елизаветполь (Кировобад), что соответствует ареалу *Q. longipes*, по Малееву (1935, 1936, 1951); Мцхета, Нуха — соответствует ареалу *Q. erucifolia*, б. Кубинский уезд — соответствует ареалу *Q. pedunculiflora*, по Малееву. В Дагестане

(locus classicus *Q. pedunculiflora*) f. *glaucescens* Медведевым не обнаружена. Явственно сизый цвет нижней поверхности листьев *Q. longipes* считается важным диагностическим признаком в определительных таблицах «Флоры Кавказа» (Гроссгейм, 1945) и «Флоры Армении» (Мулкиджанян, 1962). Изучая морфологию листьев *Q. pedunculiflora* в западном Предкавказье, Красильников пришел к заключению, что сизоватый цвет нижней поверхности листьев обусловлен не опушением, а наличием воскового налета на эпидермисе устьичных клеток, не специфичен и не всегда выражен у этого вида. В таблице нами приводятся данные о процентном составе гербарных образцов *Q. pedunculiflora*, имеющих зеленые (или сероватозеленые) листья. Нами обнаружено (см. табл. 1), что листья 92% побегов этого вида, собранные в Дагестане, не имели сизоватой окраски, а образцы из северо-восточного Азербайджана почти все (99—100%) имели зеленые

или светло-зеленые листья. Наибольший процент побегов с сизыми листьями обнаружен нами у *Q. erucifolia* (Мцхета, 30%), занимающего весьма сухие и теплые биотопы предгорий Закавказья, где восковой налет эпидермиса, обусловливающий окраску, по-видимому, имеет важную физиологическую функцию. Его отсутствие у экземпляров, произрастающих в восточном Предкавказье, можно объяснить высокой относительной влажностью воздуха этого района (Гулисашвили, 1953).

Форма чешуй плюски

Кох (Koch, 1849), и вслед за ним Воронов (1930) и Малеев (1935) указывают, что плюски *Q. pedunculiflora*, произрастающего в восточном Предкавказье, имеют совершенно плоские широко-треугольные чешуи с красноватым отстоящим кончиком. По данным Медведева (1908, 1919), дубы с таким характером чешуй плюски распространены далеко за пределами кавказского ареала *Q. pedunculiflora*, а в прикаспийских районах Кавказа были замечены им лишь в б. Кубинском уезде. Гроссгейм (1945) также не считает наличие тонких широкотреугольных чешуй плюски с оттопыренными красноватыми кончиками специфичным для кавказской расы этого вида. Сравнивая тип строения и характер расположения чешуй на плюсках у *Q. pedunculiflora* и *Q. longipes* (последний вид характеризуется, по Малееву, вздутыми, сросшимися чешуями, образующими на плюске концентрические кольца), Гроссгейм (1945 : 304), пришел к заключению: «Характер чешуй плюски не отличим у восточнозакавказской и кубинской форм, у обеих форм чешуи располагаются правильными рядами, но иногда эти ряды параллельны верхнему краю плюски, а иногда идут косо по отношению к этому краю; и то и другое расположение наблюдается как у восточнозакавказской, так и у кубинской форм». Шварц (Schwarz, 1936—1937) и Камю (Camus, 1938) указывают, что чешуи плюски могут быть как широкими уплощенными, сросшимися с боков со свободной или прижатой верхушкой, так и вздутыми и образовывать круги, т. е. у *Q. pedunculiflora* могут быть представлены чешуи плюски типа *Q. longipes* (по Малееву). Бельди (Beldie, 1952) и Шварц (Schwarz, 1964) считают наличие утолщенных сросшихся чешуй, образующих на плюске кольца, признаком *Q. pedunculiflora*, отличающим его наряду с другими признаками от *Q. robur*. Красильников (1962) отмечает значительную изменчивость структуры и расположения чешуй и не считает этот признак существенным при характеристике видов.

По нашим наблюдениям, плюски с тонкими чешуями, имеющими красноватый оттопыренный кончик (тип чешуй Pe+), нередки в гербарном материале *Q. robur*; довольно часто они встречаются у *Q. longipes*, *Q. curdica*, *Q. haas*, *Q. hartwissiana* (см. табл. 1), причем заметное отхождение кончика чешуи от стенки, по-видимому, происходит при высыхании плюски. Таблица показывает, что каждый вид обладает плюсками со всеми типами расположения чешуй: Ro=тонкие сросшиеся с боков или черепитчато налегающие чешуи с прижатым серым или буроватым кончиком; Pe— = то же, но чешуи с отстоящим кончиком; Pe+ = отличаются от предыдущего типа яркой красной окраской кончика; LoPe— = сросшиеся утолщенные чешуи с отстоящим буроватым, не красным кончиком, образуют на плюске круги или спирали; LoPe+ = отличаются от предыдущего типа красной окраской кончика; Lo = аналогичны предыдущему типу, но с редуцированным кончиком. Преобладание плюсок с тем или иным типом чешуй зависит главным образом от экологических условий и географического положения места произрастания популяции. В популяции *Q. robur* северной и средней России, а также *Q. pedunculiflora* и *Q. imeretina*, произрастающих в условиях теплого влажного климата, преобладают плюски с чешуями типов Ro, Pe—, Pe+, преимущественно тонкостенные и небольшого диаметра. В популяциях *Q. robur* южных районов, а также у *Q. haas*, *Q. curdica* и *Q. longipes*, занимающих полуаридные биотопы, довольно часто встречаются утолщенные плюски несколько большего диаметра

с чешуями типов Pe—, P+, LoPe—, LoPe+, Lo. Процент плюсок, чешуи которых имеют оттопыренный кончик, почти одинаков у всех изученных популяций. Эти данные, а также обзор сведений, имеющихся в литературе, показывают значительную изменчивость характера и расположения чешуй и подтверждают выводы Гроссгейма и Красильникова о незначительной диагностической ценности этого признака.

Размер черешков

Гайек (Hayek, 1924), Малеев (1935, 1936, 1951) и Камю (Camus, 1938) указывают специфичную для *Q. pedunculiflora* небольшую длину черешка = до 0.5 см. Это указание ошибочно, так как еще Кох (Koch, 1849) в диагнозе приводил размер 4''', т. е. приблизительно 1 см. Такую же длину имеет черешок типового образца этого вида (Schwarz, 1936—1937, табл. 20). Медведев (1908) для *Q. pedunculata* Ehrh. *f. glaucescens* (=*Q. pedunculiflora*) приводит размер черешка 10—14 мм, Шварц (Schwarz, 1936—1937) и Бельди (Beldie, 1952) — до 10 мм. Гроссгейм отмечал, что большая изменчивость длины черешка наблюдается как у *Q. pedunculiflora*, так и у *Q. longipes* и пришел к выводу, что эти виды неразличимы по размерам черешка. По данным наших измерений, лишь 134 из 335 изученных образцов имели черешки длиною 0.5 см и менее, у остальных черешок был длиннее, достигая 1.4—1.6 см у крайних вариантов. Средние значения для популяций *Q. pedunculiflora* в Азербайджанской ССР таковы: R4 (Худат) — 6.14 мм, R14 (Хачмаз) — 7.13 мм, R10 (Кусары) — 5.75 мм, R15 (Куба) — 6.75 мм; в Молдавии: R19 — 6.89 мм. Экземпляры *Q. pedunculiflora*, собранные в М. Азии и на Балканском полуострове, характеризовались черешками довольно изменчивых размеров (4—16 мм). Для сравнения приведем средние значения этого признака у *Q. robur*: R17 (Ленинградская обл.) — 5.56 мм, R18 (Краснодар) — 4.23 мм. *Q. longipes* отличается несколько более длинными черешками листьев, средние значения варьируют от 8 до 11 мм. Таким образом, данные измерений не показывают существования резких различий между видами по размерам черешков листьев.

Размеры ушек

Выемки у основания листьев, или ушки, действительно характерны для *Q. pedunculiflora* и отмечаются во всех диагнозах, но их значительные размеры характерны и для других видов этого цикла, особенно для тех, которые произрастают в условиях теплого и влажного климата. Сравнение с близкими видами показывает, что различия средних величин этого признака невелики и во многих случаях недостоверны ввиду больших дисперсий. Для популяций *Q. pedunculiflora* из Худата (R4) длина ушек составляет 1.80 мм (σ^2=0.82), из Кубы (R15) — 1.90 мм (σ^2=0.54), Кусаров (R10) — 1.90 мм (σ^2=0.68), Хачмаза (R14) — 3.1 мм (σ^2=1.91), Молдавии (R19) — 1.69 мм (σ^2=1.28). Для *Q. imeretina*, образцы которого собраны в районе Очемчири (R3, Абхазия), среднее значение длины ушек 1.87 мм (σ^2=0.82), для *Q. robur* (R16, Джубга) — 2.23 мм, (σ^2=0.69) и 2.16 мм (σ^2=0.75) — для образцов из Краснодара. Для *Q. robur* из Ленинградской обл. (R17) среднее значение составляло 1.03 мм (σ^2=0.31). Цифровые данные показывают, что размеры ушек *Q. pedunculiflora* весьма изменчивы и в среднем мало отличаются от размеров этого образования у западнокавказских *Q. robur* и *Q. imeretina*. Несколько большие различия наблюдаются при сравнении с северной популяцией *Q. robur*, но и здесь хиатус по размерам ушек отсутствует.

Число лопастей

Малеев (1935, 1936, 1951) и Камю (Camus, 1938) пишут, что для *Q. pedunculiflora* характерно небольшое число пар лопастей (3—5). Однако лист типового экземпляра имеет 6 пар. Шварц (Schwarz, 1936—1937)

указывает для этого вида 6—8 пар лопастей. По нашим данным, средняя величина этого признака для популяций *Q. pedunculiflora* из окрестностей Худата (R4) — 5.7 пар (σ^2=0.84), Кусаров (R10) — 5.8 (σ^2=0.61), Хачмаза (R14) — 5.8 (σ^2=1.00), Кубы (R15) — 5.9 (σ^2=0.91), из Молдавии (R19) — 5.5 пар (σ^2=1.00). Для *Q. robur* соответствующие величины равны: Ленинградская обл. (R17) — 5.6 пар (σ^2=0.93), Краснодар (R18) — 5.9 (σ^2=0.81), Джубга (R16) — 5.4 (σ^2=1.35). Эти данные говорят о значительной внутрипопуляционной изменчивости и об отсутствии существенных различий по этому признаку у сравниваемых видов. Популяции *Q. longipes* характеризуются несколько большим средним значением числа пар лопастей и большим размахом внутрипопуляционной изменчивости; средние величины находятся в диапазоне от 6.0 пар (σ^2=1.08) для Сагореджо до 7.2 пар (σ^2=0.78) для Таш-Булаха. *Q. erucifolia* не отличается от *Q. pedunculiflora* по этому признаку, среднее значение которого для Мцхеты (R7) равно 5.7 пар (σ^2=0.87).

Длина лопастей

Для кавказского *Q. pedunculiflora* Малеевым (1935, 1936, 1951) указывается максимальная глубина выемки между лопастями, составляющая $^1/_4$—$^1/_5$ ширины пластинки. Эти данные, по-видимому, несколько преуменьшены, так как сильная рассеченность листа — весьма характерный признак этой расы. Лист типового экземпляра имеет очень глубокие выемки между лопастями в средней части пластинки, которые доходят почти до центральной жилки и составляют $^1/_3$—$^1/_2$ ширины листа. Не приводя количественных данных, Шварц (Schwarz, 1936—1937) также отмечает значительную длину лопастей листа по всему ареалу *Q. pedunculiflora*, включая М. Азию и юг Европы; Камю (Camus, 1938) считает этот признак характерным для *Q. pedunculiflora* var. *pinnatipartita* Boiss. Рисунок Бельди (Beldie, 1952, табл. 31) также свидетельствует о значительной рассеченности листа этого вида, произрастающего в Румынии. В нашей таблице средних значений (Меницкий, 1966) представлены средние величины индекса рассеченности листовой пластинки, дающие представление об относительной средней глубине выемок. Этот индекс для кавказских популяций *Q. pedunculiflora* варьирует от 2.15 (Хачмаз) до 1.95 (Куба), что приблизительно соответствует средней длине лопастей, составляющей $^1/_5$ ширины пластинки. Несмотря на то, что используемый нами индекс не сопоставим с приводимыми большинством авторов максимальными значениями, он дает более точное представление о степени рассеченности листа, так как учитывает длину всех лопастей. Величина индекса для южных популяций *Q. robur* (Джубга — 2.18, Краснодар — 1.98) мало отличается от значений, полученных для *Q. pedunculiflora* из Восточного Предкавказья. Однако северная популяция *Q. robur* характеризуется несколько меньшей величиной индекса (Ленинградская обл. — 1.79, $\sigma^2\approx$0.20) для всех популяций. Популяции *Q. longipes* значительно варьируют по этому признаку, однако средние величины индекса мало отличаются от таковых для *Q. pedunculiflora* (2.10 для Барды, 1.70 для Таш-Булаха). Наибольшим индексом рассеченности характеризуется *Q. erucifolia* (Мцхета — 2.37).

Опушенность листьев

Большинство исследователей вслед за Кохом (Koch, 1849) считает опушение нижней поверхности листьев, состоящее из мелких звездчатых волосков, важным диагностическим признаком *Q. pedunculiflora*, отличающим его от *Q. robur*, однако они допускают существование в популяциях этого вида отдельных экземпляров с голыми листьями. В некоторых определительных таблицах опушенность листьев фигурирует в качестве основного, а иногда и единственного признака, разделяющего эти виды

(Camus, 1938; Красильников, 1962; Schwarz, 1964), что, несомненно, часто должно приводить к ошибкам.

Для выяснения таксономической значимости этого признака рассмотрим ареалы опушенных и неопушенных форм *Q. robur* и сравним их с ареалом *Q. pedunculiflora*. *Q. pedunculata* (=*Q. robur* L.) f. *typica* Medwedew, характеризующаяся голыми листьями во вполне развитом состоянии, по Медведеву (1908), имеет следующее распространение на Кавказе: Дагестан, окрестности б. Темир-Хан-Шуры (Буйнакск), Мамед-Кала; восточный Азербайджан, Вельямир, Кусары, Хачмаз, Хазры, т. е. эта форма распространена по всему кавказскому ареалу *Q. pedunculiflora*. Кроме того, эта форма встречается на низменностях Куры и Алазани (основные районы ареала *Q. longipes*). Гроссгейм (1945) и Красильников (1962) также отмечают в районах распространения этих видов значительный процент деревьев с неопушенными листьями. Шварц (Schwarz, 1936—1937) приводит следующие районы распространения опушенной разновидности черешчатого дуба *Q. robur* ssp. *pedunculata* DC. var. *puberula* (Lasch.) Schwarz: Средняя Европа (Германия 1936—1937 гг., Венгрия) и Восточная Европа (северная, средняя и южная полоса Европейской России). Зеленецкий (1906) и Вульф (1947) обнаружили опушенные формы черешчатого дуба в Крыму, Андреев (1957) — в Молдавии.

Процент опушенных форм у изученных нами образцов *Q. robur* и *Q. pedunculiflora* представлен в таблице 1. Данные этой таблицы показывают, что опушение у листьев этого вида, собранных в районах, указанных Малеевым (в том числе и в locus classicus), почти полностью отсутствует. Аналогичная картина почти полного отсутствия опушения листьев наблюдается в популяциях имеретинской расы черешчатого дуба, произрастающих в районах с теплым и влажным климатом. Густое опушение длинночерешковых дубов наблюдается преимущественно в районах с теплым климатом и низкой относительной влажностью воздуха — в Западном Предкавказье (Новороссийск—Анапа), в Восточном Закавказье (Куринская низменность), в некоторых районах Крыма, Молдавии, Турецкой Армении, Анатолии и Ю. Европы. Интересно, что высокий процент опушенных листьев наблюдается и у образцов *Q. robur*, собранных в Северной и Средней полосе Европейской России; однако опушение у них состоит из более редких и мелких звездчатых волосков, хотя морфологически они не отличимы от волосков, составляющих опушение видов ser. *Haas*. По-видимому, опушенность листьев является в значительной мере адаптивным признаком, степень выраженности которого весьма изменчива в различные периоды вегетации в разных экологических условиях, поэтому мы не считаем его надежным диагностическим признаком для определения видов этого цикла.

Обзор таксономических признаков *Q. pedunculiflora*, приведенных Малеевым, показывает, что ни один из них, взятый в отдельности, не разделяет кавказскую расу этого вида от близких к ней рас робуроподобных дубов, а для признания самостоятельности балканской расы *Q. pedunculiflora*, по-видимому, единственным основанием Малееву послужили «теоретические соображения». Как уже указывалось выше, большинство исследователей не находят существенных различий между образцами из восточнокавказских и южноевропейских популяций *Q. pedunculiflora*, не обнаружили их и мы при просмотре большого гербарного материала. Гайек (Hayek, 1924), Шварц (Schwarz, 1936—1937, 1964), Камю (Camus, 1938), Бельди (Beldie, 1952) и Красильников (1962) приводят в своих работах довольно полные диагнозы этого вида, однако эти авторы не достаточно ясно и не всегда точно указывают те существенные признаки, которые отличают его от *Q. robur* и других близких видов. Например, Шварц (Schwarz, 1936—1937), которому принадлежит одно из наиболее удачно составленных описаний *Q. pedunculiflora*, указывает следующие его особенности: 1) тонковойлочное опушение нижней поверхности листа; 2) почти равновеликие и горизонтально отстоящие длинные лопасти с узкими вырезами между ними; 3) очень длинная плодоножка, до 15 см длины;

4) большая желтовато-войлочная плюска, на которой путем срастания образуются кольца из вздутых чешуй; 5) длинный, плотный лист с заметным черешком, часто имеющий серо-зеленую окраску нижней поверхности. Описания прочих авторов не содержат ничего существенно нового; Красильников (1962) главными отличительными признаками *Q. pedunculiflora* считает наличие устойчивого опушения, большую плотность и рассеченность пластинки листа, т. е. признаки гемиксерофита.

Проведенная нами математическая обработка результатов измерений признаков *Q. pedunculiflora* должна решить 2 задачи: 1) уточнить таксономический ранг этой несомненно реальной географической расы; 2) выделить наиболее существенные признаки, отличающие его от *Q. robur* (s. str.).

Вычисление оценок различий многомерных распределений (рис. 1) показало, что 4 изученных популяции *Q. pedunculiflora* из Восточного Предкавказья (R 4, R 10, R 14, R 15) и популяция (как видно из схемы, несомненно относящаяся к этой же расе) из Молдавии (R 19) по совокупности 10 признаков формы и размеров листовой пластинки достаточно хорошо отличаются от популяций *Q. robur* (s. str.) (R 17, R 18), произрастающих в совершенно различных участках ареала этого вида — в Ленинградской обл. и окрестн. Краснодара. Эти 5 популяций образуют самостоятельную группу на схеме. Однако максимальный коэффициент различия между популяциями внутри этой группы соизмерим с коэффициентом различия между северной популяцией (R 17) *Q. robur* и наиболее сходными с ней популяциями *Q. pedunculiflora*; поэтому, исходя из современных представлений о популяционной структуре вида (Майр, 1947; Mayr, 1963), мы не можем рассматривать *Q. pedunculiflora* в качестве самостоятельного вида.

Изучение характера изменчивости качественных и количественных признаков убеждает нас в отсутствии сколько-нибудь заметно выраженного хиатуса по любому из них между *Q. pedunculiflora* и *Q. robur*, а изучение коэффициентов межпопуляционных различий показывает отсутствие хиатуса или резкой прерывности и по совокупности важнейших 10 признаков листовой пластинки. Популяции *Q. pedunculiflora* Восточного Предкавказья являются непосредственным продолжением популяций *Q. robur* центрального и западного Предкавказья (идентичных европейским популяциям этого вида), а изменение признаков («градиент признаков») *Q. pedunculiflora* в сторону *Q. robur* носит непрерывный характер и наблюдается не в узколокализованной зоне контакта, как это происходит в результате гибридизации при сближении ареалов двух хорошо обособленных видов, а на больших пространствах Средней и Южной Европы. Однако в некоторых районах Центрального Предкавказья нами было замечено более резкое изменение «градиента признаков» *Q. robur* (причины которого будут объяснены ниже), что позволяет провести границу между этими расами. Ввиду возможности достаточно надежного определения южной расы *Q. robur* на всем протяжении ее ареала по совокупности выделенных ниже таксономических признаков мы считаем *Q. pedunculiflora* подвидом политипического вида *Q. robur* L. (s. l.), т. е. «подразделением вида, которое географически и таксономически отличается от других его подразделений» (Mayr, 1963).

Для выделения признаков, отличающих северную и южную расы *Q. robur*, использовалась дискриминантная функция вида

$$(\bar{x}_{17} - \bar{x}_4)' (\Sigma_{17}^{-1} + \Sigma_4^{-1})/2 \cdot x$$

(см. Меницкий, 1966). Индексы ковариационных матриц указывают, что дискриминантная функция вычислялась для популяций R 17 (Ленинградская обл.) и R 4 (Худат), которые несомненно принадлежат к разным подвидам *Q. robur*, причем последняя популяция расположена достаточно близко к locus classicus *Q. pedunculiflora*. Коэффициенты дискриминантной

функции оказались равными: $-13.53\ x_1 + 2.11\ x_3 - 0.67\ x_4 + 5.31\ x_5 + 3.91\ x_6 + 1.47\ x_7 + 0.43\ x_8 + 0.49\ x_9 - 11.01\ x_{10}$.

При подстановке вместо x значений разностей популяционных средних по каждому признаку мы получим сумму компонентов, которая приблизительно соответствует значению D^2 между популяциями; при этом каждой разности средних значений будет соответствовать компонент, величина которого будет зависеть от абсолютной величины разности средних значений этого признака сравниваемых популяций, от степени его изменчивости (величины дисперсии) и корреляции с другими признаками (Меницкий, 1966). Мы предлагаем определять дискриминантную ценность признака, используемого для установления принадлежности данного индивидуума к той или иной совокупности, относительной величиной компонента D^2, который соответствует разности средних значений этого признака у данных совокупностей.[1]

При сравнении популяции R 4 и R 17 компоненты, соответствующие разностям величин средних значений, оказались следующими (в процентах от D^2): x_1 — 39; x_5 — 23; x_6 — 22; x_7 — 15; компоненты, соответствующие разностям величин других признаков, оказались незначительными.

Таким образом, выделяется совокупность следующих существенных таксономических признаков для установления принадлежности индивидуума к северному или южному подвидам *Q. robur*: x_1 — отношение длины к максимальной ширине листовой пластинки (северная раса отличается от южной более вытянутыми узкими листьями); x_5 — индекс рассеченности листовой пластинки (северная раса *Q. robur* характеризуется меньшей средней относительной длиной лопастей); x_6 — тангенс угла отхождения лопастей (у северной расы лопасти листа отходят под более острым углом, чем у южной, где величина этого угла достигает 70—80°); x_7 — размер ушек (у южной расы ушки несколько длиннее). Диагностическая ценность признаков x_1, x_5 и x_6 наряду с другими, менее существенными, указывалась Шварцем (Schwarz, 1936—1937, 1964), признак x_6 указан в описании *Q. pedunculiflora* у Камю (Camus, 1938) и Бельди (Beldie, 1952); наименее существенный из выделенных 4 признаков — длина ушек — приведен Малеевым (1935, 1936, 1951) и Гроссгеймом (1945).

Характер чешуй плюски, степень опушенности нижней поверхности листьев, побегов, черешка и плодоножки часто используются при описании *Q. pedunculiflora*, однако, как говорилось выше, значительно варьируют на протяжении ареала *Q. robur* s. l. Изменчивость численного соотношения типов чешуй плюски носит географический характер: плюски дубов популяций северной расы *Q. robur* характеризуются преобладанием чешуй типа Ro, Pe—, Pe+; плюски популяций южной расы, к которой, как мы покажем в следующей работе, следует отнести *Q. longipes*, *Q. erucifolia*, *Q. haas* и *Q. curdica*, характеризуются большим процентом чешуй типа Pe+, LoPe±, Lo. Из таблицы видно, что абсолютные размеры плюски увеличиваются у форм южного подвида, произрастающих в полуаридных биотопах, и мало отличаются по размерам от плюсок северного подвида у форм, растущих в теплом и влажном климате. Опушенность листьев, как уже указывалось, также варьирует как у северной, так и у южной расы. Популяции *Q. robur* северной и средней полосы европейской части СССР и на восточной границе ареала имеют значительный процент индивидуумов с опушенными листьями, однако степень опушенности в среднем значительно ниже, чем у опушенных форм южного подвида. Тип опушения, т. е. строение волосков и их расположение на пластинке, остается одинаковым. У южной расы *Q. robur* изменчивость этого признака носит хорошо выраженный экологический характер: популяции наиболее сухих и теплых районов характеризуются довольно плотным и устойчивым опуше-

[1] Такая оценка правомерна лишь в случае близости к нулю коэффициентов корреляции между признаками, или если величиной коэффициентов можно пренебречь, для получения ориентировочных результатов. Выбор нами преимущественно независимых признаков (см. выше) оправдывает использование такой оценки.

нием нижней, а в некоторых случаях и верхней поверхности листа; причем опушение иногда распространяется на верхние части однолетних побегов, черешок, плодоножку и становится довольно густым на плюске. В районах произрастания южного подвида, характеризующихся теплым летом и высокой влажностью воздуха, опушение листьев, побегов, черешков и плюски плохо выражено и, как видно из таблицы, может полностью исчезать к концу вегетационного периода (см. также Beldie, 1952). В этих районах соотношение численностей плюсок с разными типами чешуй, а также размеры и толщина плюсок изменяются в сторону северной расы, хотя по выделенным нами признакам листа принадлежность таких популяций к южной расе бесспорна.

Интересно, что аналогичные изменения характера чешуй, размеров, толщины и опушенности плюски нами замечены у *Q. hartwissiana* при сравнении его северных популяций из Западного Предкавказья с южными (Аджария, Анатолия). Популяции северных границ ареала *Q. pedunculiflora* являются непосредственным продолжением популяций южной границы ареала северной расы *Q. robur*, хотя в настоящее время в результате деятельности человека они приобретают все более изолированный характер. Северные границы ареала *Q. pedunculiflora*, которые указываются большинством исследователей, приблизительно совпадают с северной границей ареала *Q. pubescens* Willd., робуроидного дуба цикла *Sessiliflorae*. Более того, почти всюду ареалы *Q. pedunculiflora* и *Q. pubescens* совпадают. Это совпадение ареалов непосредственно наблюдалось нами в Западном и Восточном Предкавказье (Анапский район Краснодарского края, Дагестан и восточный Азербайджан). Для остальных районов ареала *Q. pedunculiflora* (Ю. Европа, М. Азия) Шварц (Schwarz, 1936—1937) указывает: «. . .вид обнаруживает связь своего распространения с сообществами других дубов, особенно из секции *Dascia*» (куда он относит *Q. pubescens*). Для Румынии совместное произрастание *Q. pedunculiflora* и *Q. pubescens* отмечается Бельди (Beldie, 1952). Зеленецкий (1906), Вульф (1947) и Андреев (1957) для некоторых районов Крыма и Молдавии указывали на связь распространения опушенных форм *Q. robur* (которые при изучении гербарного материала были отнесены нами к южному подвиду) с *Q. pubescens*, причем появление опушенности они считали результатом гибридизации этих видов.

По-видимому, не случайно, что 3 из 4 наиболее важных диагностических признаков, отличающих южную расу *Q. robur* от северной (широко обратнояйцевидная форма листовой пластинки с глубокими, расходящимися под большим углом лопастями, снабженными зубцами), являются также характерными признаками *Q. pubescens*. Кроме того, наличие значительного процента форм с густоопушенными листьями, а также с опушением черешка, плодоножки и побегов, что весьма специфично для *Q. pubescens*, указывает на значительное влияние интрогрессивной гибридизации при формировании южного подвида *Q. robur*. О существовании очагов интенсивных гибридизационных процессов между *Q. robur*, *Q. pedunculiflora*, *Q. pubescens* в Европе и Передней Азии имеется много указаний в литературе (Ascherson u. Graebner, 1908—1913; Schwarz, 1934, 1936—1937; Camus, 1938; Вульф, 1947; Стоянов и Стефанов, 1948; Beldie, 1952; Андреев, 1957), и мы также неоднократно находили их в Восточном Предкавказье (Худат).

Для изучения изменчивости выделенных нами признаков, отличающих южную расу *Q. robur* от северной, и уточнения северной границы ареала южной расы *Q. robur* в качестве рабочего инструмента мы воспользовались линейной комбинацией переменных $10\ x_1 - 4\ x_5 - 3\ x_6 - x_7$. Эта линейная комбинация не является классической дискриминантной функцией, но, как эмпирически установлено, обладает лишь немного худшей дискриминирующей способностью, чем вышеприведенная линейная дискриминантная функция, составленная по всем 10 признакам (комбинация 4 признаков дает около 12% ошибочных определений, а комбинация 10 — 8%). Коэффициенты этой линейной комбинации пропорциональны

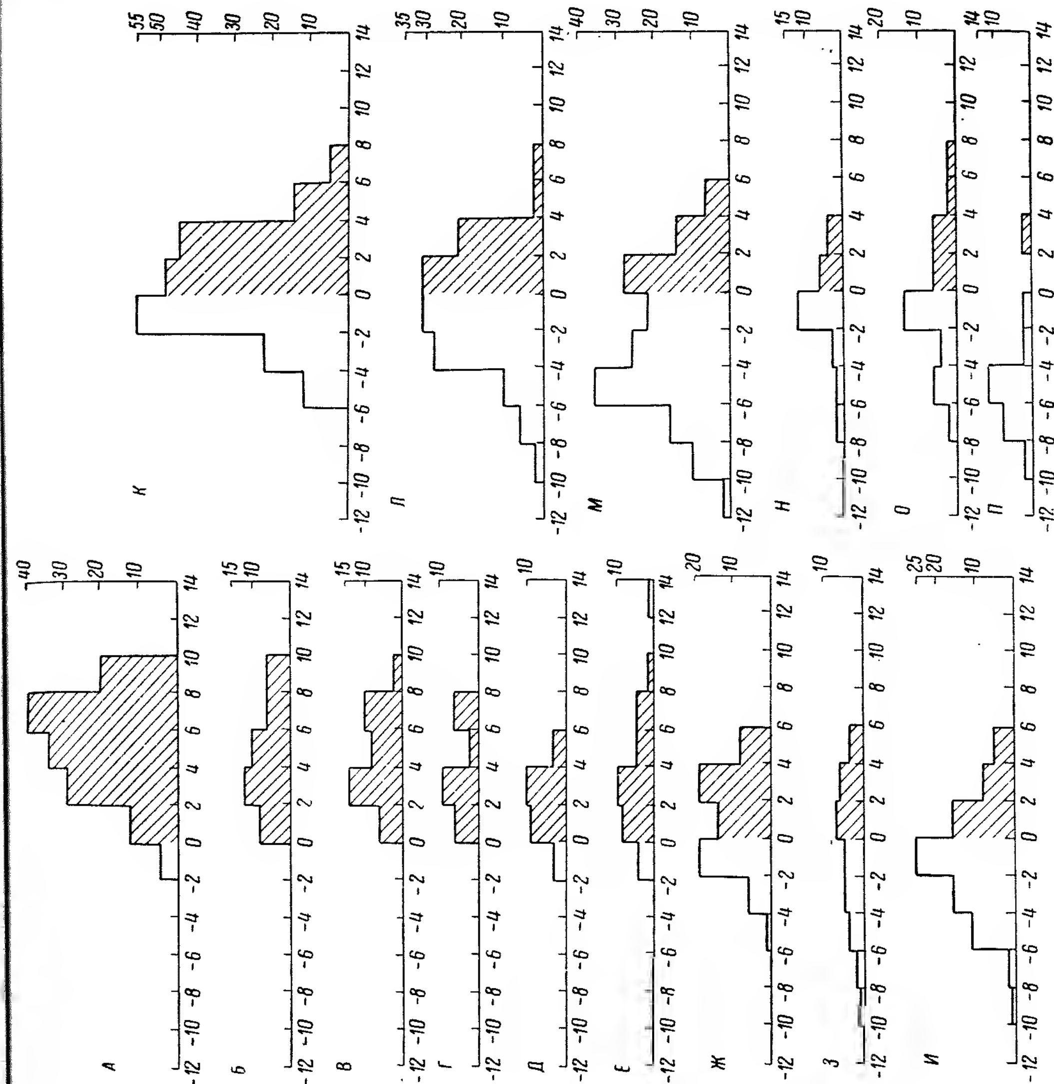


Рис. 2. Гистограммы распределения значений линейной комбинации признаков $10x_1 - 4x_5 - 3x_6 - x_7$.
Вертикальная шкала указывает число образцов.

Популяции, из которых взяты выборки, обозначены буквами (*А—П*). *А—Ж* — *Q. robur* L.; *А* — Ленинградская обл.; *Б* — окрестности г. Пензы; *В* — южная Башкирия; *Г* — окр. г. Харькова; *Д* — окр. г. Пятигорска; *Е* — окр. г. Орджоникидзе; *Ж* — окр. г. Нальчика. *З—П* — *Q. pedunculiflora* C. Koch; *З* — окр. г. Махачкала; *И* — окр. сел. Каякент; *К* — окр. г. Куба и г. Кусары; *Л* — окр. г. Худат; *М* — окр. г. Хачмаз; *Н* — Анапский район, ст. Натухаевская; *О* — Крым, Симферополь; *П* — М. Азия и Турецкая Армения.

коэффициентам для соответствующих переменных вышеприведенной дискриминантной функции. Поскольку в составленную нами линейную комбинацию входят в качестве переменных все наиболее важные таксономические признаки, различающие эти расы, то интересно проследить за распределением значений линейной комбинации для индивидуумов популяций *Q. robur*, произрастающих в районах, где не встречается *Q. pubescens*, и в районах совместного произрастания этих видов. Гистограммы распределения значений линейной комбинации 10 $x_1 - 4\ x_5 - 3\ x_6 - x_7$ приведены на рис. 2.

При изучении гистограмм обнаруживается, что листья форм из популяций тех районов ареала *Q. robur* (s. l.), где отсутствует *Q. pubescens*, характеризуются положительными значениями линейной комбинации величин выбранных признаков, почти не заходящими в отрицательную зону; средние для каждой популяции значения линейной комбинации находятся в положительной части шкалы. Листья форм из популяций *Q. robur*, находящихся в районах контакта с *Q. pubescens*, независимо от участка ареала и экологических условий, имеют преимущественно отрицательные значения данной линейной комбинации признаков; средние значения для каждой популяции находятся в отрицательной части шкалы. Интересно отметить большую амплитуду изменчивости значений линейной комбинации для всех популяций южного подвида; некоторые из них заходят в зону значений, получаемых для образцов *Q. robur*, произрастающих изолированно от *Q. pubescens*, что, возможно, объясняется расщеплением гибридов и возвратом к исходным формам (β-*virescens* Koch). Интересно отметить, что дубы отличаются олигофакторной обусловленностью большинства признаков, и возврат гибридов к исходным формам возможен уже в F_2 и F_3 (Stebbins, 1950). Гистограммы показывают, что южная граница северной расы *Q. robur* проходит в зоне контакта этого вида с *Q. pubescens*, так как значительное число индивидуумов, собранных в популяциях этого района, характеризуется отрицательными значениями линейной комбинации. Типичные формы южного подвида появляются в значительном количестве в Восточном Предкавказье в окрестностях Махачкалы (Дагестан), что совпадает с северными границами *Q. pedunculiflora*, указанными Малеевым (1935).

Интересно, что уже в равнинных областях Центрального Предкавказья (окр. Нальчика) имеются популяции, содержащие некоторый процент форм, которые по морфологическим признакам листа весьма сходны с типичными формами южного подвида *Q. robur*. По данным Малеева (1935, 1941) и нашим наблюдениям, *Q. pubescens* не встречается в Центральном Предкавказье, хотя Гроссгейм (1945) и Красильников (1963) указывают в данном районе отдельные места произрастания этого вида. Малеев (1941) считает, что в одном из ксеротермических периодов интергляциала *Q. pubescens* был распространен на Северном Кавказе. Эта точка зрения весьма правдоподобна, так как в настоящее время в центральных и восточных районах Северного Кавказа распространены сильно опушенные формы *Q. petraea*, обычно определяемые как *Q. calcarea* Troitzky или как *Q. pubescens* (Гроссгейм, 1945; Красильников, 1963). По нашему мнению, они представляют собой несомненные гибриды *Q. petraea* × *Q. pubescens*, причем последний вид, возможно, уже полностью поглощен как зимним дубом (*Q. petraea*), на котором остались «следы» пушистого дуба в виде густого опушения листьев и побегов, так и летним (*Q. robur*).

Приняв гипотезу Малеева (1941), можно легко объяснить появление в отдельных районах Центрального Предкавказья южного подвида *Q. robur* в некотором удалении от районов современного произрастания *Q. pubescens*. Возможно, что аналогичное явление имеет место и в Закавказье, в районе Куринской низменности, где *Q. longipes* и *Q. erucifolia*, которые мы считаем синонимами *Q. pedunculiflora*, образовались также в результате предшествовавшей интрогрессивной гибридизации *Q. robur* × × *Q. pubescens*. Некоторые отличия *Q. longipes* от *Q. pedunculiflora* объясняются происходящей в настоящее время интрогрессивной гибридизацией с окружающим небольшой ареал этого вида *Q. iberica* Stev. (наши неопубликованные данные). Иное объяснение происхождения южного подвида *Q. robur* дает Красильников (1962). Он считает, что с увеличением среднегодовой температуры, уменьшением количества осадков и влажности воздуха в южных районах произрастания *Q. robur* наблюдается образование гемиксерофитных экотипов. При этом он считает основным признаком, степень выражения которого усиливается у южных форм, опушенность листьев; этот признак проявляется уже в популяциях *Q. robur* Средней Европы и достигает максимального выражения у форм, произрастающих в гемиксерофитных биотопах Закавказья, Малой Азии и Южной Европы. Вместе с усилением опушенности изменяется и ряд других признаков — увеличивается плотность и рассеченность листовой пластинки и т. д. Формирование гемиксерофитных экотипов, как нам кажется, является основным путем образования южного подвида *Q. robur*, но, по-видимому, материалом для отбора послужила не только спонтанно возникающая генотипическая изменчивость индивидуумов в популяциях этого вида, но и в значительной степени комбинативная изменчивость, обусловленная расщеплением гибридных форм *Q. robur* × *Q. pubescens*.

Мы предполагаем, что при образовании южного подвида отбор оперировал с материалом, обогащенным наследственными факторами, обусловливающими адаптивные для форм, произрастающих в засушливых районах, признаки, которые были внесены при интрогрессивной гибридизации генотипом ксерофита *Q. pubescens*. Значение экологических факторов, стимулирующих гибридизацию и распространение гибридных форм, а также продуктов их расщепления в зоне контакта ареалов видов, в которой обнаруживается экологический градиент, обсуждалось рядом исследователей (см. Muller, 1952). Выделение южного подвида *Q. robur* только по признаку устойчивого опушения листовой пластинки нам кажется недостаточно обоснованным ввиду того, что опушенные формы черешчатого дуба распространены далеко на севере и востоке Европы и часто встречаются в средней и южной полосе европейской части СССР; вместе с тем они могут отсутствовать в южных районах с влажным климатом в популяциях, формы которых по совокупности остальных признаков несомненно принадлежат к южному подвиду. Как показывают гистограммы (рис. 2), признаки формы листовой пластинки достаточно характерны для обоих подвидов *Q. robur* и отличают южную расу от северной при отсутствии опушенности листа. Относительная устойчивость и независимость формы листовой пластинки южного подвида от факторов среды была обнаружена нами при наблюдении лесопосадок *Q. pedunculiflora* в горных районах восточного Азербайджана (Кусары). Значения линейной комбинации для количественных признаков листьев дубов этой популяции (R 10), хотя и несколько более обычного отклоняются в сторону северного подвида, т. е. в положительную область шкалы (рис. 2, *К*), тем не менее заходят и в ее отрицательную область, что не характерно для последнего, даже для его сильно опушенных форм (Ю. Башкирия) (рис. 2, *В*).

Признание участия интрогрессивной гибридизации в образовании южной расы *Q. robur* устраняет теоретическое затруднение, препятствовавшее Малееву отождествить восточнокавказскую и балканскую расы *Q. pedunculiflora*. Действительно, независимое образование в двух достаточно разобщенных районах почти идентичных рас — явление маловероятное, и поэтому Малеев пытался найти различающие их признаки. Идентичность балканской и кавказской рас в настоящее время признается всеми монографами этого рода. В свете вышеизложенного, предположение о гибридном характере южного подвида, возникшего при миграции *Q. robur* в районы ареала *Q. pubescens*, представляется весьма вероятным.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. (1927). Гомологические ряды форм некоторых дубов. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 18. — Андреев В. Н. (1957). Деревья и кустарники Молдавии, 1. — Бандин А. П. (1952). Род *Quercus*. Флора Азербайджанской ССР,

3. — Бандин А. П. (1954). Дубравы Азербайджанской ССР. — Воронов Ю. Н. (1930). Краткий обзор закавказских дубов в связи с проблемой пробки. Ежегодник Экзотлеса, 1. — Вульф Е. В. (1947). Флора Крыма, 2. — Гроссгейм А. А. (1945). Флора Кавказа, 3. — Гулисашвили В. З. (1953). Вертикальная поясность лесной растительности восточного Предкавказья и Кавказа. Вестн. Тбил. бот. сада, 61. — Зеленецкий Н. (1906). Материалы для Флоры Крыма. — Красильников Д. И. (1957). Изменчивость листа у западнокавказских дубов Уч. зап. Краснодарского гос. пед. инст., 19. — Красильников Д. И. (1962). Изменчивость дубов Западного Кавказа п ее таксономическое значение. Диссерт. БИН, Л. — Красильников Д. И. (1963). Дуб пушистый *Quercus pubescens* Willd. в лесах Западного Кавказа. Бот. журн., 5. — Красильников Д. И. (1964). Таксономическпе отношения робуроидных дубов в связи с пзменчивостью в их популяциях. II Моск. совещ. по филогении растений. — Майр Э. (1947). Систематпка и происхождение видов. — Малеев В. П. (1933). Теоретическпе основы акклиматизации. — Малеев В. П. (1935). Обзор дубов Кавказа в пх систематических и географических отношениях и в связи с эволюцией группы *Robur*. Бот. журн., 2—3. — Малеев В. П. (1936). Род *Quercus*. Флора СССР. 5. — Малеев В. П. (1941). Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 1. — Малеев В. П. (1951). Род *Quercus*. Деревья и кустарники СССР, 2. — Медведев Я. С. (1908). Дубы Кавказа. Вестн. Тифл. бот. сада, 11. — Медведев Я. С. (1919). Деревья и кустарники Кавказа. — Меницкий Ю. Л. (1966). Использование количественных оценок сходства в систематике. Бот. журн., 3. — Мулкиджанян Я. И. (1962). Семейство *Fagaceae*. Флора Армянск. ССР, 4. — Сосновский Д. И. (1940). Критические заметки по дубам Кавказа. — Сосновский Д. И. (1943). Оригиналы и аутентики представителей флоры Кавказа. Вестн. Гос. музея Грузии, 20-А. — Стоянов Н. и Б. Стефанов. (1948). Флора на България. — Тахтаджян А. Л. (1941). Ботанико-географический очерк Армянской ССР. Тр. Бот. инст. Арм. ФАН СССР, 2. — (Ярошенко Г. Д.) Jaroschenko G. D. (1935). Die Eichenarten Armeniens. Bot. Archiv., 37. — Ascherson P. u. P. Graebner. (1908—1913). Synopsis der Mitteleuropaeischen Flora, 4. — Bartlett H. H. (1951). Regression of *Quercus* deami toward *Quercus macrocarpa* and *Quercus muhlenbergii*. Rhodora, 53, 635. — Beldie A. (1952). *Fagaceae* in Flora Republicii Populare Romîne. — Boissier E. (1879). Flora orientalis, IV. — Brenner W. (1902). Klima und Blatt bei der Gattung *Quercus*. Flora, 91. — Burch C. J. (1962). An evaluation of three hybrid containing oak population on the North Carolina Outer baks. Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc., 78, 1. — Burch C. J. (1963). The hybrid nature of *Quercus laurifolia*. Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc., 79, 2. — Camus A. (1938). Les chênes. Monographie du genre *Quercus*, 2. — Cooperrider M. (1957). Introgressive hybridization between *Quercus marilandica* and *Q. velutina* in Jowa. Amer. Journ. Bot., 44. — Cousens J. E. (1961). Oak population studies in Scotland. 1. Variation of some important diagnostic characters of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L. Rep. For. Research Comiss. Lond. — Cousens J. E. (1962). Notes on the status of the sessile and pedunculate oaks in Scotland and their identification. Scott. Forestry, 16, 3. — Cousens J. E. (1963). Variation in some diagnostic characters of the sessile and pedunculate oaks and their hybrids in Scotland. Watsonia, 5, 5. — De Candolle A. (1864). Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, XVI, 2. — Forde M. B. a. D. G. Farris. (1962). Effect of introgression on the serpentine endemism of *Quercus durata*. Evolution, 16, 3. — Hadfield M. (1961). Two hybrids of the holm oak. Quart. Journ. Forestry, 55, 1. — Hayek A. (1924). Prodromus Florae peninsulae Balcanicae. Rep. Spec. Nov. Regn. Veg., XXXI, 1. — Koch C. (1849). Beiträge zu einer Flora des Orientes. Linnaea, XXII. — Ledebour C. F. (1849—1851). Flora Rossica, III, 2. — Mayr E. (1963). Animal species and its evolition. — Meijknecht J. G. (1955). On the ideal value of varying characters. Acta Bot. Neerlandica, 4, 2. — Muller C. H. (1952). Ecological control of hybridization in *Quercus*; a factor in the mechanism of evolution. Evolution, 6. — Muller C. H. (1961a). The live oaks of the series virentes. Amer. Midl. Nat. 65, 1. — Muller C. H. (1961б). The origin of *Quercus fusiformis* Sm. Journ. Linn. Soc. Lond., 58, 370. — Natividade J. V. (1937). Recherches cytologique sur quelques especes et hybrides du genre *Quercus*. Bol. Soc. Broteriana, 12. — Oersted A. G. (1867). Recherches sur la classification des chenes. Copenhague. — Palmer E. J. (1948). Hybrid oaks of North America. Journ. Arn., Arboret., 29, 1. — Rechinger K. H. (1961). Die Flora von Euboea. Bot. Jahrb., 80, 3. — Schwarz O. (1934). *Quercus* L. In: K. Krause: Beiträge zur Flora Kleinasiens, VI. Rep. Spec. Nov. Regn. Végét., XXXIII, 3. — Schwarz O. (1936—1937). Monographie der Eichen Europas und des Mittelmeergebietes. Rep. Spec. Nov. Regn. Veget. Sonderbeiheft D., Lief. 1—5. — Schwarz O. (1964). *Quercus* L. In: T. G. Tutin a. V. H. Heywood (ed.). Flora Europaea, I. — Silliman F. E. (1958). An analysis of a colony of hybrid oaks. Amer. Journ. Bot., 45, 10. — Stebbins G. L. (1950). Variation and evolution in plants. — Stebbins G. L. (1959). The role of hybridization in evolution. Proc. Amer. Phil. Soc., 103. — Stefanoff B. (1928). Über einige rezente und fossile Eichenarten Bulgariens. Mitt. Bot. Gesellsch. Bulgariens, 2. — Steven Ch. (1857). Verzeichniss der auf der Taurischen Halbinsel wildwachsenden Pflanzen. Bull. Soc. Nat. Mosc., XXX. — Tucker J. M. (1961). Studies in the *Quercus undulata* complex. I. A preliminary statement. Amer. Journ. Bot., 48, 3. — Tucker J. M., W. Cottam, R. Drobnick. (1961). Studies in the *Quercus undulata* complex. II. The contribution of *Quercus turbinella*. Amer. Journ. Bot., 48, 4. — Tucker J. M. a. C. H. Muller. (1956). The geographic history of *Quercus ajonensis*. Evolution, 10, 2. — Wenzig T. (1886). Die Eichen Europas, Nordafricas und des Orientes. III. Jahrb. Kaiser. Bot. Gart. u. Muz., Berlin.

**Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.**

A CONTRIBUTION TO THE TAXONOMY OF THE CAUCASIAN ROBUROID OAKS BELONGING TO THE CYCLE *PEDUNCULATAE*. I. *QUERCUS PEDUNCULIFLORA* C. KOCH

By G. L. Menitsky

SUMMARY

The article comprises a review of the taxonomy of oaks belonging to the series *Euroburi* Maleev and *Haas* Maleev, including the species indigenous to the Caucasus and to Asia Minor, such as *Q. robur* L., *Q. imeretina* Stev., *Q. pedunculiflora* C. Koch, *Q. longipes* Stev., *Q. erucifolia* Stev., *Q. haas* Ky. and *Q. curdica* Wenz.

The discrimination of numerous separate species closely allied to *Q. robur* was a consequence of the predominance of the typological concept of species shared by the authors of most abovenamed species, Ch. Steven, C. Koch and others.

Most of the recent European and Caucasian investigators are apt to underestimate the range of intraspecific and intrapopulation variation, as well as the role of introgressive hybridization in the evolution of the species of the genus *Quercus*.

The author's data were obtained by means of the biometric treatment of his own mass collections of herbarium specimens from the populations of all the species of Caucasian oaks belonging to the cycle *Pedunculatae* Maleev, as well as of the herbarium material maintained at the Komarov Botanical Institute in Leningrad; multivariate estimates of divergence between the populations of the abovenamed species were calculated. On the basis of the analysis of the variation of characters and of the quantitative estimates of divergence (according Kullback), J (1, 2; μ), the graphic interpretation of which is shown in this paper, as well as on the basis of the discriminant function analysis, it is established that *Q. pedunculiflora* (and the species of the series *Haas* closely allied to it) is a subspecies of pedunculate oak, *Q. robur* ssp. *pedunculiflora* (C. Koch) Maire et Petitmeng; it probably originated by means of introgressive hybridization between *Q. robur* ssp. *robur* and *Q. pubescens* Willd. at the time of the migration of *Q. robur* into the regions of the distribution area of *Q. pubescens* or vice versa.

Almost all the main characters by which *Q. robur* ssp. *pedunculiflora* is distinguished from *Q. robur* ssp. *robur* are characteristic of *Q. pubescens*.

A linear combination of the quantitative characters of leaf blade is proposed, that makes possible a satisfactorily discrimination between the two subspecies.

УДК 58.036.5 : 576.311.347 : 582.736 : 581.121

Т. И. Иванова и О. А. Семихатова

ДЕЙСТВИЕ ЗАМОРАЖИВАНИЯ НА ОКИСЛИТЕЛЬНОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ МИТОХОНДРИЙ ПРОРОСТКОВ ГОРОХА

С 4 рисунками и 1 таблицей рисунков

(Получено 4 III 1966)

T. I. IVANOVA AND O. A. SEMIKHATOVA. THE EFFECT OF FREEZING ON THE OXYDATIVE PHOSPHORYLATION OF MITOCHONDRIA IN PEA SEEDLINGS

В последнее десятилетие в физиологии растений такие вопросы, как реакция растения на внешние воздействия, стойкость к неблагоприятным факторам, приспособление к среде и т. д., стали рассматриваться с точки зрения энергетики обмена веществ, нарушения ее регуляции. Но основой для такого подхода к физиологическим процессам должны быть сведения о том, как реагируют на изучаемые воздействия митохондрии, т. е. те органоиды клеток, в которых главным образом и происходят процессы трансформации и консервации энергии. Вместе с тем еще очень мало известно о реакции растительных митохондрий на различные воздействия, не изучено их состояние в тех или иных конкретных условиях среды. Исследования в этом направлении еще только развертываются. В лаборатории фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР проводится изучение реакции митохондрий на температурные воздействия. Целью данной работы являлось изучение влияния охлаждения и замораживания на окислительное фосфорилирование и структуру выделенных митохондрий.

Обзор литературы

Действие низких температур на митохондрии растительных тканей мало исследовано. Небольшое число посвященных этому вопросу работ носит еще только разведывательный характер. Несколько лучше в этом отношении изучены митохондрии, выделенные из животных тканей. Так уже в 1952 г. Броди и Байн (Brody a. Bain, 1952) указывали на то, что активность митохондрий, выделенных из мозга млекопитающих, сохраняется дольше при более низкой температуре. Окислительное фосфорилирование после воздействия низких температур изучалось на митохондриях печени крыс (Privitera и др., 1958; Greff и др., 1961). Исследователи замораживали выделенные митохондрии при —20, —40, —76° (жидкий азот) и —192° (жидкий воздух), а также высушивали их при —40°. Оказалось, что замораживание и хранение при —76 и —192° в течение 120 часов не изменяет биохимической активности и величины P/O митохондрий. Замораживание при —20 и —40° вызывает частичную потерю активности с уменьшением величины P/O, причем сам процесс замораживания и размораживания уменьшает активность митохондрий на 12%. Частичное высушивание замороженных митохондрий при —40° уменьшает их окислительную и фосфорилирующую активность, уменьшается и P/O, так как фосфорилирование ингибируется сильнее. Полное высушивание приводило к инактивированию митохондрий.

Интересные результаты были получены в опытах по замораживанию митохондрий, выделенных из сердечной мышцы быка (Hatefi a. Lester, 1958). Митохондрии замораживались при —20° и хранились при этой температуре в течение различного времени. Определение окислительного фосфорилирования показало, что при использовании в качестве субстрата пирувата не обнаруживается почти никаких изменений активности ни окисления, ни фосфорилирования даже после 3 месяцев хранения замороженных митохондрий. Если же в опытах субстратом был сукцинат, то уже после семидневного замораживания было отмечено изменение P/O, которое происходило в результате стимуляции окисления и подавления фосфорилирования.

В 1965 г. появилась работа Люзена (Lusena, 1965), изучавшего влияние замораживания на митохондрии, выделенные из печени кролика. Замораживание проводилось при разной температуре. О повреждении митохондрий автор судил по возрастанию активности энзимов, вымываемых из их матрикса и из крист. Результаты этого исследования говорят о том, что замораживание суспензии при —5, —10 и —15° приводит к вымыванию энзимов как из матрикса, так и из крист митохондрий, но если замораживание производится при —40°, повреждения митохондрий не наблюдается.

Таким образом, замораживание и хранение выделенных из животных тканей митохондрий при очень низкой температуре не сопровождается какими-либо существенными изменениями их активности. Хранение при относительно небольших отрицательных температурах (—20, —40°) приводит к частичной потере активности с уменьшением величины P/O.

О влиянии отрицательной температуры на митохондрии из растительных тканей имеются пока только отрывочные сведения. Так, в работе Холла и Арнона (Hall a. Arnon, 1962), посвященной фотосинтетическому фосфорилированию, есть указание, что понижение температуры от 15 до —2° совершенно останавливает и дыхание, и окислительное фосфорилирование митохондрий, выделенных из листьев шпината. Кунингам (Cunningam, 1964) использовал замораживание выделенной из корней кукурузы фракции митохондрий как один из способов их повреждения. Оказалось, что у замороженных и затем размороженных митохондрий фосфорилирование полностью отсутствует, а способность к окислению НАД-Н не только не была подавлена, но даже несколько стимулировалась. Автор приводит электронномикроскопические фотографии, говорящие о нарушении внутренних структур митохондрий после замораживания. Более ранняя работа Свенсона и Адамса (Swanson a. Adams, 1959) посвящена изучению воздействия замораживания на дыхание проростков люцерны и выделенных из них субклеточных фракций. Фосфорилирование не исследовалось. Показано, что дыхание целых проростков после замораживания их при температуре —18° снижается на 50—60%. Но дыхание митохондрий как эндогенное, так и экзогенное (за счет сукцината), очень слабо изменяется и в случае замораживания уже изолированной митохондриальной фракции, и при замораживании проростков, из которых ее потом выделяют.

Хебер и Сантариус (Heber a. Santarius, 1964) утверждают, что замораживание митохондрий, выделенных из листьев цветной капусты и шпината, приводит к прекращению фосфорилирования и часто к прекращению дыхания. К сожалению, фактического материала эти авторы не приводят. В их дальнейших опытах (Хебер и Сантариус, 1964) отмечается отсутствие фосфорилирования у митохондрий, выделенных из листьев пшеницы, после замораживания их при —25° в течение 3 часов. Дыхание при этом сохраняется, т. е. наблюдается разобщение окисления и фосфорилирования. Однако в этой работе не доказано, что именно замораживание разобщает окисление и фосфорилирование, так как в ней не приводится определений фосфорилирования у митохондрий из контрольных, не подвергавшихся замораживанию листьев. Хебер и Сантариус выделяли митохондрии не

в раствор сахарозы, а в воду. Но получить фосфорилирующие митохондрии при выделении их в воду практически не представляется возможным (Laties, 1954). Поэтому остается сомнение, не является ли потеря способности митохондрий к фосфорилированию в опытах Хебера и Сантариуса результатом гипотонии, а не замораживания.

Помимо разобранных работ, посвященных действию отрицательной температуры на растительные митохондрии, нам известно еще только несколько исследований влияния на них низкой положительной температуры (Lieberman и др., 1958; Lewis a. Workman, 1964). Эти исследования не имеют отношения к предмету данной статьи и поэтому разбираться не будут.

Из приведенного обзора видно, что в литературе пока еще нет четких сведений о том, каков характер изменений дыхания и окислительного фосфорилирования растительных митохондрий, замороженных после выделения или выделенных из предварительно замороженных тканей. Вместе с тем этот вопрос имеет как методическое, так и научное значение.

Объект и методы работы

Объектом нашего исследования служили проростки гороа *Pis um sativum* (сорт 'Зеленый ранний'). Выделение митохондрий и измерение их активности велось по методике, описанной ранее (Семихатова и Бушуева, 1963). Все процедуры по выделению производились при температуре 0—3°. Определения дыхания митохондрий (манометрическим методом) и связывания неорганического фосфата (по уменьшению его содержания в среде видоизмененным методом Алена; см. Чесноков и др., 1960) проводили при 20-минутной экспозиции при температуре 20°. В каждом опыте было по 3 параллельные пробы. Приведенные в таблицах данные представляют среднее из этих 3 определений. Расхождения между ними не превышали 15%.

В первой серии опытов мы сначала замораживали надземные части проростков, а затем выделяли из них митохондрии. Во второй серии опытов сначала извлекали митохондрии, а потом замораживали полученную фракцию. Для замораживания проростки или суспензия митохондрий (в трис-буфере с сахарозой) в кварцевом стакане помещались на дно металлического бака, который предварительно охлаждался до —25°. В течение экспозиции температура колебалась от —18 до —25°. Длительность выдерживания в замороженном состоянии в разных опытах была различной — от 30 мин. до 2 суток. Замороженные проростки без оттаивания переносились в холодную комнату (с температурой воздуха —3—5°) и быстро растирались для выделения из них митохондрий. Замороженная суспензия митохондрий (объем ее около 15 мл, содержание белкового азота 0.4 мг на 1 мл среды, используемой для промывания митохондрий) размораживалась в холодной комнате и разливалась по манометрическим сосудикам аппарата Варбурга.

Кроме того, для замораживания фракции митохондрий использовалась более низкая температура, которую мы получали с помощью смеси сухого льда с ацетоном (—70°) и жидкого воздуха (—190°). Замороженная суспензия при этих температурах хранилась до 4 суток. В опытах по замораживанию проростков контрольные проростки выдерживались в течение того же времени при 0°. Когда замораживалась фракция уже выделенных митохондрий, контролем служила часть этой же фракции, и ее биохимическая активность определялась сразу после выделения.

Особое внимание при работе мы уделяли выделению митохондрий в возможно более интактном состоянии. Необходимость этого справедливо подчеркивалась рядом авторов (Wiskich a. Bonner, 1963; Калачева и Сисакян, 1964, и др.). Показателями того, что удается получать митохондрии в удовлетворительном состоянии, могут быть, во-первых, близкие к возможным максимальным теоретическим и мало колеблющиеся от опыта к опыту величины Р/О (1.7—1.8) у фракции из контрольных проростков,

во-вторых, достаточно большие интенсивности дыхания и фосфорилирования, достигающие 15 микроатомов О и Р на 1 мг белкового азота митохондрий. Кроме того, совместно с В. Ф. Машанским и Т. М. Бушуевой было проведено электронно-микроскопическое исследование фракции митохондрий (Машанский, Семихатова, Бушуева, 1965). Оно показало, что во фракции, полученной из контрольных проростков, митохондрии имеют электронноплотный матрикс и, хотя и частично набухшие, но хорошо выраженные кристы. По данным В. Ф. Машанского (1962), такой вид митохондрий присущ им в активном состоянии.

Результаты исследований

Результаты наших опытов по замораживанию проростков с последующим выделением из них митохондрий сведены в табл. 1. Как уже отмечалось, условия замораживания не были строго идентичными в разных опытах: температура колебалась от —18 до —25° и масса замораживаемых проростков была несколько различной. Поэтому мы расположили результаты этих опытов в ряд (1-я графа, табл. 1), соответствующий силе воздействия температурного фактора на биохимическую активность митохондрий.

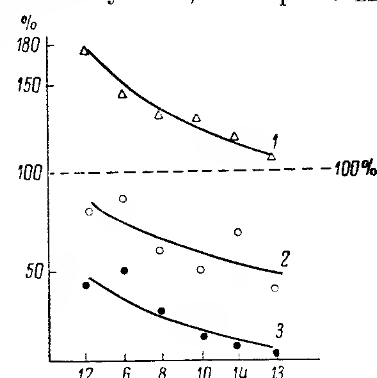


Рис. 1. Изменения общего, эндогенного и экзогенного дыхания митохондрий, выделенных из замороженных проростков.

На оси абсцисс — номера опытов (см. табл. 1), расположенных по силе воздействия температурного фактора на биохимическую активность митохондрий; *на оси ординат* — величина дыхания в процентах от контроля; *1* — эндогенное дыхание, *2* — общее дыхание, *3* — экзогенное дыхание.

Из таблицы видно, что у митохондрий, выделенных из замороженных проростков, во всех опытах утрачена способность эстерифицировать неорганический фосфат. Кроме того, после замораживания проростков изменяется активность и характер дыхания митохондрий. Эти изменения дыхания представлены особенно наглядно на графике (рис. 1), где интенсивность дыхания в опыте выражена в процентах от величины его у митохондрий из контрольных, не подвергавшихся замораживанию проростков. Из графика видно, что общее дыхание во всех случаях снижено по отношению к контролю, т. е. замораживание проростков приводит к подавлению общего дыхания выделенных из них митохондрий. Эндогенное же дыхание

ТАБЛИЦА 1

Биохимическая активность митохондрий, выделенных из замороженных проростков. Дыхание и фосфорилирование выражены в микроатомах О и Р на 1 мг белкового азота фракции митохондрий за 20 мин.

№ опыта	Опыт				Контроль				
	дыхание			фосфорилирование	дыхание			фосфорилирование	P/O
	общее	эндогенное	экзогенное		общее	эндогенное	экзогенное		
12	3.2	2.0	1.2	Отсутствует	4.0	1.2	2.8	4.4	1.7
6	3.0	2.0	1.0	»	5.3	1.5	3.8	6.1	1.8
8	3.0	2.0	1.0	»	3.4	1.4	2.0	4.0	2.0
10	2.0	1.6	0.4	»	4.2	1.2	3.0	5.5	1.8
14	2.6	2.4	0.2	»	3.8	2.0	1.8	2.5	1.4
13	1.5	1.3	0.2	»	4.0	1.2	2.8	4.4	1.7

Примечание. Длительность экспозиции при 18—25° в опытах № 12, № 6 и № 10 — 35 мин., в опыте № 8 — 60 мин., в опыте № 14 — 15 мин., в опыте № 13 — 180 мин.

этих митохондрий, наоборот, стимулировано. Степень стимуляции в разных опытах различная — от 60 до 10%, но когда она мала, экзогенное дыхание митохондрий уже почти отсутствует. Эта закономерность проявляется еще нагляднее, если за 100% принять общее дыхание митохондрий из замороженных проростков и изменения эндогенного дыхания этих же митохондрий выразить в процентах от их общего дыхания (рис. 2). Из рис. 2 видно, что по мере усиления действия температурного фактора кривая эндогенного дыхания приближается к 100%, а экзогенное дыхание уменьшается и в крайних вариантах почти отсутствует. Следовательно, после длительного замораживания проростков выделенные из них митохондрии не окисляют данный им извне сукцинат, а их дыхание, составляющее по интенсивности около 40% от контроля, осуществляется за счет эндогенных субстратов. Если сохраняется хотя и сниженное, но еще измеримое дыхание, а фосфорилирование отсутствует, значит замораживание проростков приводит к разобщению фосфорилирования и окисления, т. е. к возникновению свободного дыхания. Следует подчеркнуть, что интенсивность этого свободного дыхания невелика, а в ряде случаев оно представлено только эндогенным дыханием.

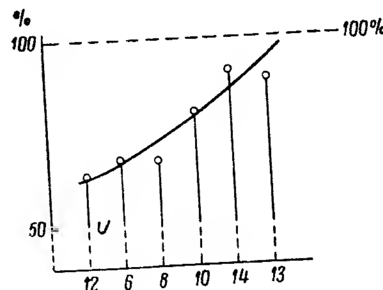


Рис. 2. Изменения эндогенного дыхания митохондрий, выделенных из замороженных проростков.

На оси абсцисс — то же, что на рис. 1; *на оси ординат* — величина эндогенного дыхания в процентах от общего дыхания.

В описываемой серии опытов был один, в котором проростки, помещенные в условия температуры —20°, не замерзли, а переохладились. Выделенные из этих переохлажденных проростков митохондрии не потеряли способности эстерифицировать фосфат. И общее дыхание, и фосфорилирование у них осталось одинаковым с контролем. Правда, эндогенное дыхание у них было значительно стимулировано — оно достигало 200% от величины, наблюдаемой у митохондрий из контрольных проростков.

Результаты второй серии опытов, в которых мы сначала выделяли фракцию митохондрий из надземной части проростков гороха, а затем замораживали уже промытую и гомогенизированную фракцию при температуре —18, —25°, представлены в табл. 2. Картина изменений биохимической активности митохондрий после замораживания выделенной фракции совершенно иная, чем после замораживания проростков. Ни в одном из опытов не наблюдалось прекращения фосфорилирования. Даже после 2-суточного замораживания сохранялась способность митохондрий эстерифицировать неорганический фосфат; более того, энергетическая эффективность дыхания митохондрий (P/O) не уменьшалась. Правда, в опыте с 30-минутной экспозицией при низкой температуре получено P/O несколько меньшее, чем в контроле, но активность митохондрий в контроле была низка, поэтому ошибка определения P/O контроля превосходила обычную и разница в данном опыте не была достоверной. В остальных опытах величины P/O у митохондрий замороженной фракции и контрольной одинаковы. Следовательно, разобщения окисления и фосфорилирования после замораживания митохондрий не происходит.

Вместе с тем активность дыхания и фосфорилирования после замораживания митохондрий до —18, —25° несколько падает. Из таблицы видно, что в большинстве случаев общее дыхание митохондрий замороженной фракции ниже, чем у контрольных. Это снижение невелико (около 20%), но после 2-суточного выдерживания митохондрий в замороженном состоянии общее дыхание их снижается уже более сильно, до 48% от контроля. Эндогенное дыхание митохондрий замороженной фракции несколько ниже контроля (исключение составляет опыт № 18) и уменьшается с увеличением экспозиции при низкой температуре. При этом экзогенное ды-

ТАБЛИЦА 2

Биохимическая активность митохондрий после замораживания выделенной митохондриальной фракции при —18, —25° в течение различного времени. Дыхание и фосфорилирование выражены в микроатомах О и Р на 1 мг белкового азота фракции митохондрий за 20 мин.

№ опыта	Длительность замораживания	Опыт: дыхание					Контроль: дыхание				
		общее	эндогенное	экзогенное	фосфорилирование	P/O	общее	эндогенное	экзогенное	фосфорилирование	P/O
18	30 минут	4.6	1.1	3.5	4.6	1.3	2.0	0.6	1.4	2.2	1.6
19	1 час	3.8	0.9	2.9	4.9	1.7	4.3	1.1	3.2	5.1	1.6
20	1.5 часа	4.4	0.5	3.9	6.7	1.8	5.6	1.2	4.4	7.6	1.8
25	2 часа	4.7	0.6	4.1	7.7	1.9	4.5	0.7	3.8	7.4	1.9
23	1 сутки	3.1	0	3.1	3.8	1.2	4.0	0.4	3.6	4.7	1.3
24	2 суток	1.9	0	1.9	2.3	1.2					

ТАБЛИЦА 3

Биохимическая активность митохондрий после замораживания выделенной митохондриальной фракции при —70° в течение различного времени. Дыхание и фосфорилирование выражены в микроатомах О и Р на 1 мг белкового азота

№ опыта	Контроль: дыхание					Опыт: длительность замораживания (в часах)	дыхание						
	общее	эндогенное	экзогенное	фосфорилирование	P/O		общее	эндогенное	экзогенное	фосфорилирование	экзогенное дыхание в % от контроля	интенсивность фосфорилирования в % от контроля	P/O
1	7.8	1.3	6.5	13.5	2.0	19	7.8	1.55	6.25	13.5	95	100	2.0
2	16.2	1.2	15.0	24.0	1.6	40	12.4	2.0	10.4	15.5	69	65	1.5
3	8.7	1.3	7.4	15.0	2.0	40	7.8	1.3	6.5	13.5	88	90	2.0
4	48.5	14.0	34.5	67.0	1.9	48	32.0	7.0	25.0	40.0	73	60	1.6
5	33.0	6.0	27.0	48.0	1.8	72	25.0	6.0	19.0	30.0	70	62	1.6
6	28.4	4.8	23.4	39.4	1.7	72	20.6	6.0	14.6	21.6	62	55	1.5
7	16.2	1.2	15.0	24.0	1.6	96	10.7	1.0	9.7	13.3	65	55	1.4

хание митохондрий, выраженное в процентах от их общего дыхания, увеличивается (рис. 3). Из сравнения рис. 2 и рис. 3 следует, что при замораживании проростков доля эндогенного дыхания митохондрий от общего дыхания возрастает по мере увеличения длительности замораживания, а экзогенное дыхание приближается к нулю; при замораживании же выделенных митохондрий их эндогенное дыхание падает, приближаясь к нулю, а доля экзогенного дыхания от общего дыхания увеличивается.

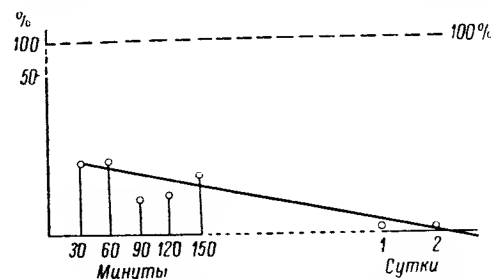


Рис. 3. Изменения эндогенного дыхания замороженных митохондрий.

На оси абсцисс — экспозиция при низкой температуре в минутах, *справа* от прерывистой линии — в сутках; *на оси ординат* — величина эндогенного дыхания в процентах от общего дыхания.

Полученное в опытах постепенное снижение активности митохондрий по мере увеличения длительности выдерживания их в замороженном состоянии представлено на рис. 4. Интенсивности общего и эндогенного дыхания и связывания неорганического фосфора представлены в процентах от соответственных величин у контрольной, не замораживавшейся части фракции митохондрий. Как видно, даже при 2-суточной экспозиции разобщения фосфорилирования и дыхания не происходит. Наблюдаемое постепенное снижение активности митохондрий несколько напоминает явление старения, но не сопровождается характерным для старения уменьшением величины Р/О. Возможно, что отсутствие изменений Р/О в этих опытах объяснялось присутствием NAF, подавляющего действие АТФ-азы.

Результаты наших опытов с замораживанием митохондрий показали, что между реакцией растительных митохондрий и митохондрий из животных тканей имеется большое сходство. Поэтому, исходя из литературных данных, можно было ожидать, что биохимическая активность митохондрий, замороженных и хранимых при более низких температурах, сохранится дольше. В следующей серии опытов мы замораживали выделенную фракцию митохондрий при температурах —70 и —190°. Однако замораживание при —190° не дало положительных результатов: в наших условиях опыта митохондрии погибали. Положительные результаты были получены, когда фракция митохондрий замораживалась и хранилась при —70°. Результаты этой серии опытов сведены в табл. 3. Замораживание и хранение фракции митохондрий в течение 24 часов практически не снижало их биохимической активности. При более длительном хранении активность окислительного фосфорилирования медленно снижалась и через 3—4 суток составляла около 60% от контроля, без изменения величины Р/О (колебания Р/О, составляющие 15%, находятся в пределах ошибки определения этой величины).

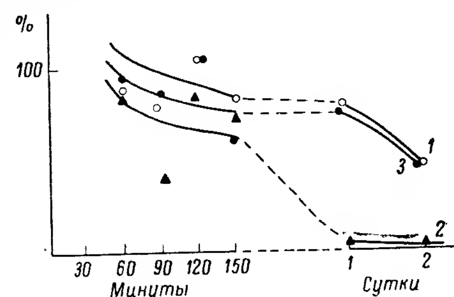
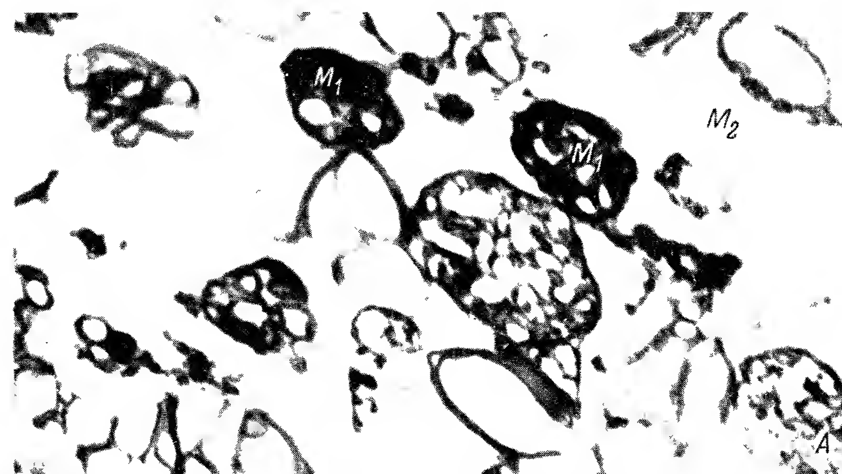
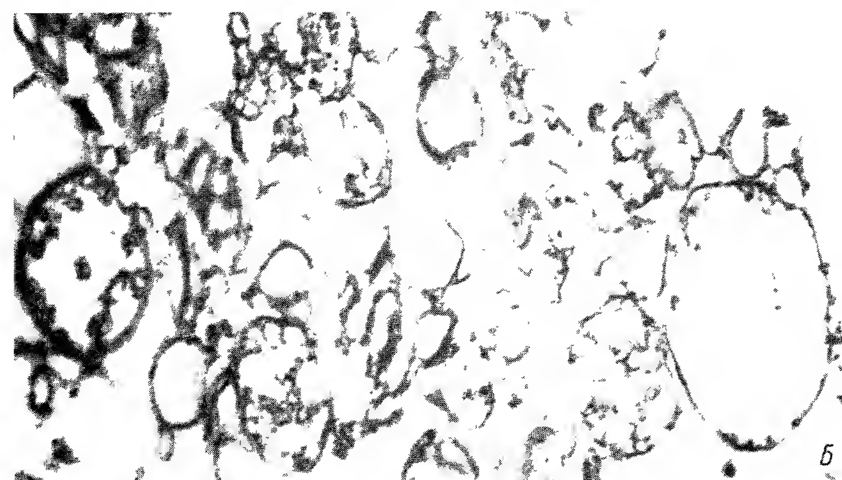


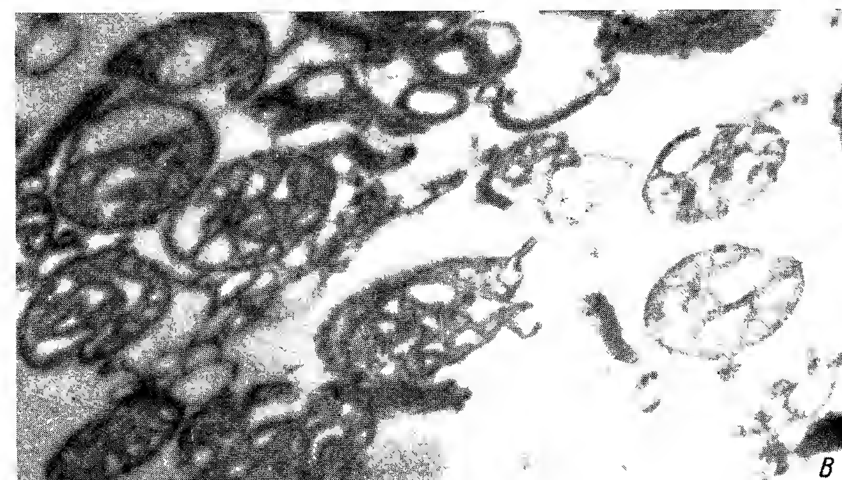
Рис. 4. Изменения общего и эндогенного дыхания и фосфорилирования замороженных митохондрий.

На оси абсцисс — то же, что на рис. 3; *на оси ординат* — величина общего и эндогенного дыхания и фосфорилирования в процентах от контроля: *1* — общее дыхание, *2* — эндогенное дыхание, *3* — фосфорилирование.

Итак, результаты опытов показали, что митохондрии, выделенные из замороженных проростков, теряют способность эстерифицировать неорганический фосфат, однако они сохраняют хотя и сниженное, но еще вполне измеримое дыхание, т. е. замораживание проростков приводит к разобщению окисления и фосфорилирования. Замораживание уже выделенной фракции митохондрий разобщения окисления и фосфорилирования не вызывает.







Ультраструктура митохондрий, выделенных из контрольных проростков (*А*), выделенных из замороженных проростков (*Б*), замораживавшихся в изолированном состоянии (*В*).

M_1 — митохондрия с хорошо выраженной внутренней структурой; M_2 — митохондрия с разрушенной внутренней структурой.

На электронномикроскопических фотографиях (см. таблицу рис.) видно, что замораживание проростков и фракций оказывает столь же различное действие и на структуру митохондрий. Замораживание проростков вызывает деградацию внутренней структуры митохондрий — разрушение крист, исчезновение электронноплотного матрикса (см. таблицу, *Б*), в то время как после замораживания фракции митохондрий они сохраняют полное сходство с контрольными (см. таблицу, *А* и *В*).

Обсуждение

Для объяснения полученных экспериментальных данных нужно прежде всего рассмотреть вопрос, чем вызвано нарушение структуры и биохимической активности митохондрий при замораживании проростков. Очевидно, оно обусловлено не прямым действием охлаждения до низкой температуры. Основание для такого заключения дает опыт, в котором проростки были переохлаждены, т. е. при низкой температуре не было образования льда в клетках; при этом не происходило разобщения окисления и фосфорилирования. Следовательно, повреждение митохондрий связано с образованием льда в клетках. Трудно согласиться с тем, что в основе действия льда, повреждающего клетки, лежит чисто механическое давление, хотя такое мнение встречается в литературе. Вероятнее другая точка зрения, согласно которой главную роль играет происходящая при образовании льда дегидратация клеток. Связанные с дегидратацией изменения pH в клетке, увеличение концентрации веществ, способных инактивировать митохондрии и прямое повреждение их структуры, по-видимому, и служат причиной их разрушения и гибели.

Наши опыты показали, что по мере увеличения экспозиции при низкой температуре, т. е., по-видимому, по мере усиления дегидратации клеток, уменьшается биохимическая активность митохондрий. В этой связи интересна работа Грейфа с сотрудниками (Greiff и др., 1961) по лиофильному высушиванию митохондриальной фракции. Частичное высушивание приводило к разобщению дыхания и фосфорилирования, а полное — к инактивации митохондрий. Эти данные показывают, что для объяснения полученных нами результатов достаточно уже одного дегидратирующего действия льда. Однако тот факт, что уже выделенные митохондрии после замораживания не теряют способности к фосфорилированию, говорит о том, что в замороженной клетке на митохондрии, помимо дегидратации, действуют и другие перечисленные выше повреждающие агенты. С этой точки зрения легко объяснить различиями обмена у разных растений противоречие между нашими данными и результатами опытов Свенсона и Адамса (1959), в которых не наблюдалось подавления дыхания митохондрий после замораживания проростков люцерны.

Хебер и Сантариус (1964) считают, что при замораживании выделенных митохондрий их сохранность обеспечивается защитным действием сахарозы, присутствующей в среде выделения. Но в опытах Грейфа и других, испытавших действие ряда защитных веществ при лиофильном высушивании митохондрий, и в опытах Кунингама (1964) сахароза не давала никакого эффекта. А по данным Люзена (Lusena, 1965), сахароза является даже повреждающим, а не защитным веществом. Правда, сопоставление данных разных авторов очень затруднительно, так как все проведенные исследования еще очень отрывочны и сильно различаются по постановке опытов, методике, объектам и т. д. Очевидно, возможность уменьшения повреждения митохондрий при замораживании с помощью различных защитных веществ должна быть специально исследована.

Как известно, разобщение окисления и фосфорилирования у митохондрий, выделенных из растительных и животных тканей, происходит в результате воздействия самых различных факторов. По-видимому, разобщение окисления и фосфорилирования является присущей митохондриям неспецифической реакцией на повреждение. Однако механизм перехода от сопряженного с фосфорилированием окисления к свободному дыханию

может быть различен. В последние годы активно обсуждается возможность регуляторного характера такого перехода (Скулачев, 1962, 1964; Жолкевич и др., 1965). Но в нашем случае разобщение явно не носит регуляторного характера, а связано с глубоким повреждением, приводящим к видимой деградации внутренней структуры митохондрий.

При замораживании уже выделенных митохондрий мы не получили разобщения окисления и фосфорилирования. Замораживание митохондрий при относительно небольшой отрицательной температуре (—25°) длительностью до суток лишь несколько уменьшало активность обоих этих процессов. Более «глубокое» (—70°) замораживание в среде, используемой при выделении митохондрий, дает возможность сохранять их биохимическую активность продолжительное время.

В опытах Кунингама (1964) замораживавшиеся митохондрии корешков кукурузы теряли способность эстерифицировать фосфат, а электронная микроскопия показала, что при этом нарушалась внутренняя структура митохондрий. Это несовпадение с нашими данными может объясняться не только различиями в способах замораживания фракции или спецификой объекта, но и степенью повреждения митохондрий в процессе их выделения.

Выводы

1. Замораживание проростков гороха при температуре —18, —25° в течение 30—180 мин. приводит к уменьшению интенсивности дыхания, прекращению фосфорилирования и нарушению ультраструктуры выделенных митохондрий. Разобщение окисления и фосфорилирования сопровождается увеличением доли в общем дыхании окислений за счет эндогенных субстратов.

2. При замораживании фракции выделенных митохондрий при температуре —20° в среде, содержащей трис-буфер и сахарозу, происходит небольшое падение активности митохондрий без изменения величины Р/О. Структура митохондрий при этом также не изменяется. При замораживании и хранении митохондрий при температуре —70° биохимическая активность сохраняется на 90% в течение 1 суток и на 60% — в течение по крайней мере 4 суток.

ЛИТЕРАТУРА

Жолкевич В. Н., А. Г. Четвериков, А. Я. Рогачева. (1965). О вероятном участии свободных радикалов в биологических процессах передачи энергии. Физиолог. раст., 12, 2 : 193. — Калачева В. Я., Н. М. Сисакян. (1964). Об эффективности окислительного фосфорилирования растительных митохондрий. ДАН СССР, 154, 5 : 1198—1201. — Машанский В. Ф. (1962). О механизме изменений ультратонкой организации митохондрий инфузорий при повреждении. Цитология, 4, 4 : 445—449. — Машанский В. Ф., О. А. Семихатова, Т. М. Бушуева. (1965). Некоторые данные о связи морфологических и биохимических признаков повреждения митохондрий. Бот. журн., 5 : 639—645. — Семихатова О. А., Т. М. Бушуева. (1963). О влиянии температуры на окислительное фосфорилирование препаратов митохондрий из гороха. ДАН СССР, 149, 4 : 982—984. — Скулачев А. П. (1962). Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. — Скулачев В. П. (1964). Роль адениннуклеотидов в фосфорилирующем дыхании и физиологические функции окислительных процессов. Усп. биолог. химии, 6 : 180—195. — Хебер У. и К. Сантариус. (1964). Клетка и температура среды. — Чесноков В. А., Е. Н. Базырина, Т. М. Бушуева, Н. Л. Ильинская. (1960). Выращивание растений без почвы. — Brody T., M. Bain. (1952). Mitochondrial preparations from mammalian brain. Journ. Biol. Chem. 195 : 685. — Cunningham W. P. (1964). Oxidation of externally added NADH by isolated corn root mitochondria. Plant Physiol., 39, 4 : 699—703. — Greiff D., M. Myers, C. Privitera. (1961). The effect of glycerol, freesing and storage at low temperature and drying by vacuum sublimatium on oxidative phosphorilation by mitochondrial suspensions. Biochem. Biophys. Acta, 50 : 233. — Hall D. O. a. S. L. Arnon. (1962). Photosynthetic phosphorylation above and below 0° C. Proc. Nat. Acad. Sci., 48, 5 : 833—839. — Hatefi V. a. R. Lester. (1958). Phosphorylating particle types from beetheart. Biochem. Biophys. Acta, 27—83. — Heber V. W. a. K. A. Santarius. (1964). Loss of adenosine triphosphate synthesis causedi by freesing and its relationship to frost seardiness problems. Plant Physiol., 39, 5 : 712. — Laties G. (1954). The osmotic inactivation in situ of plant mitochondrial enzymes. Journ. Exper. Bot., 5, 13 : 49—70. — Lewis T. a. M. Workman. (1964). The effect of low temperature of phosphate esterification and cell membrane permeability in tomato fruit and cabbage leaf tissue. Austral. Journ. Biol. Sci., 17, 1 : 147. — Lieberman, M., C. Craft, W. Audia, M. Wilcox. (1958). Biochemical studies of chilling injury in sweet potatoes. Plant Physiol., 33, 5 : 307. — Lusena C. V. (1965). Release of enzymes from rat liver mitochondria by freezing. Canad. Journ. Biochem., 43, 11 : 1787—1798. — Privitera C. A., D. Greiff, D. D. Strength, M. Anglin, N. Pinkerton. (1958). Oxidative phosphorylation by mitochondrial suspensions after freezing and storage at low temperatures. Journ. Biol. Chem., 233, 2 : 524. — Swanson S. R. a. a. M. W. Adams. (1959). Some metabolic responses of alfalfa seedlings to freezing. Plant Physiol., 34, 4 : 372. — Wiskich J. T. a. W. D. Bonner. (1963). Preparation and properties of sweet potato mitochondria. Plant Physiol., 38, 5 : 594—604.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

THE EFFECT OF FREEZING ON THE OXYDATIVE PHOSPHORYLATION OF MITOCHONDRIA IN PEA SEEDLINGS

By T. I. Ivanova and O. A. Semikhatova

SUMMARY

The exposure of pea seedlings to the temperatures from —18 to —25° C for periods from 30 to 180 minutes resulted in the decrease of respiration rate, as well as in the cessation of oxydative phosphorylation in isolated mitochondria and the destruction of their internal ultrastructure.

The freezing of the fraction of previously isolated mitochondria resulted in a slight decrease of their activity, while both the P/O ratio and the internal structure remained unchanged.

When isolated mitochondria were frozen in the medium for rinsing at the temperature about —70° C, they retained completely their active state for 24 hours.

УДК 582.261 : 551.96 : 57/577.1 (262.54) (262.8)

Н. Н. Алфимов и А. И. Прошкина-Лавренко

К БИОЛОГИИ И БИОХИМИИ МАССОВЫХ МОРСКИХ ДИАТОМЕЙ *COSCINODISCUS JONESIANUS* (GREV.) OSTF. И *RHIZOSOLENIA CALCAR-AVIS* M. SCHULTZE ИЗ АЗОВСКОГО И КАСПИЙСКОГО МОРЕЙ

(Получено 14 X 1965)

N. N. ALFIMOV AND A. I. PROSCHKINA-LAVRENKO.
A CONTRIBUTION TO THE BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF TWO MASS MARINE DIATOMS *COSCINODISCUS JONESIANUS* (GREV.) OSTF. AND *RHIZOSOLENIA CALCAR-AVIS* M. SCHULTZE FROM AZOV AND CASPIAN SEAS

В настоящее время происходит интенсивное изучение химического состава планктонных организмов. Это объясняется тем, что планктонные организмы представляют собою, по выражению В. И. Вернадского, самый грандиозный биоценоз нашей планеты. Он писал о том, что «вся химия Океана больше всего меняется жизнью и один химический состав воды Океана не может сам по себе объяснить даже важнейшие химические реакции гидросферы. Для того чтобы их понять, необходимо точно количественно знать биогеохимический состав воды Океана. Для этого нужно, во-первых, узнать точный количественный химический состав биоценозов и организмов, живущих в воде, и, во-вторых, характер концентрации всей жизни в Океане». По мнению В. И. Вернадского, «биогеохимическая планктонная пленка является самой важной и ее химический состав должен прежде всего — во всех его формах — быть возможно полнее исследован» (Вернадский, 1940).

Совершенно очевидно, что наибольшее биогеохимическое значение могут иметь организмы, которые являются продуцентами первичного органического вещества и наиболее распространены в водах мирового Океана. Такими организмами, как известно, являются организмы фитопланктона, а среди них основные обитатели его — диатомовые водоросли.

Интерес к изучению химического состава фитопланктона обусловлен также и тем, что возможности его практического использования в народном хозяйстве непрерывно расширяются. Знание химического состава фитопланктона необходимо не только для оценки кормовых ресурсов и продуктивности водоемов, но также для использования микроскопических водорослей в пищевом рационе человека и сельскохозяйственных животных, для регенерации воздуха на космических кораблях, очистки сточных вод, для получения различных соединений, нужных химической промышленности, и пр.

Первую попытку изучения химического состава фитопланктона предпринял Хензен (Hensen, 1887), определявший количество сухого остатка, органических веществ и золы. Но более обстоятельные и интенсивные исследования начали проводиться со средины 30-х годов текущего столетия и преимущественно в СССР.

Материалом для исследования служили как сетные пробы тотального морского планктона (Moberg, 1928; Виноградов, 1938; Harris a. Rilley, 1956; Виноградова, 1957, 1959, 1960, 1964; Krey, 1958; Цхомелидзе, 1958; Miquelis, 1961; Виноградова и Ковальский, 1962, и др.), так и пробы морского фитопланктона (Виноградова, 1961; Виноградова и др., 1962) и образцы отдельных систематических групп водорослей фитопланктона: диатомовые (Виноградов, 1935, 1939; Серенков и Барашков, 1954; Low, 1955; Барашков, 1960; Виноградова, 1964), синезеленые (Виноградов, 1935; Clarke a. Mazur, 1941; Виноградова, 1964) и перидиниевые (Виноградов, 1938). Исследовались также отдельные планктонные виды, относящиеся преимущественно к диатомовым водорослям (Виноградов, 1938, 1939; Серенков и Пахомова, 1955, 1959; Low, 1955; Lewin и др., 1958; Барашков, 1960, 1962, 1963; Parsons и др., 1961; Ланская и Пшенина, 1961, 1963; Виноградова, 1964; Пахомова, 1964, и др.).

Цели исследований были различные. Большинство работ посвящено изучению качественного состава и количественного содержания органического вещества (белки, жиры, углеводы), золы и кремния, реже исследовался общий солевой состав как фитопланктона в целом, так и его отдельных систематических групп и видов. Значительно реже определялось содержание витаминов, устанавливалась общая калорийность фитопланктона (Барашков, 1959, 1963; Виноградова, 1960, 1961, 1964; Виноградова и др., 1962) и его кормовая ценность (Кизеветтер, 1954; Debray и др., 1957, 1959; Барашков, 1959; Виноградова, 1960, 1961, и др.).

Очень интересные исследования Л. А. Ланской и Т. И. Пшениной (1961, 1963) посвящены химизму (белки, жиры, углеводы, зола) природных популяций диатомовых водорослей фитоплактона Черного моря и этих же популяций, выращенных в лабораторных культурах при сходных температурных условиях. Результаты этих исследований показали практическую однородность химического состава природных и культуральных популяций. Этот вывод имеет важное методологическое и практическое значение, так как дает возможность производить ориентировочные расчеты химического состава природных популяций водорослей, исходя из результатов исследования этих водорослей, выращенных в культурах.

Однако совершенно очевидно, что точное представление о химическом составе отдельных видов водорослей можно получить лишь на основании исследования образцов, взятых из природных мест их обитания.

Исходя из этого, мы избрали объектом наших исследований два вида планктонных диатомовых водорослей, характеризующихся массовым развитием в Азовском и Каспийском морях: *Coscinodiscus jonesianus* (Grev.) Ostf. из Азовского моря и *Rhizosolenia calcar-avis* M. Schultze из Каспийского.

В доступной нам литературе мы не нашли сведений о том, чтобы в каком-либо из видов морских планктонных диатомей одновременно определялось содержание белков, жиров, углеводов, золы, основных минеральных солей, витаминов и общей бета-активности.

Исходя из этого и был определен объем исследования. Обычно исследователи ограничивались определением количества сухого остатка, органических веществ, золы (как, например, Hensen, 1887) и отдельных элементов (Brandt, 1898; Brandt u. Raben, 1919—1922) или белков, жиров, углеводов, минеральных веществ, отдельных сахаров и различных форм азота, как это делалось в более поздних исследованиях (Moberg, 1928; Кизеветтер, 1954; Серенков и Барашков, 1954, и др.), либо проводилось детальное исследование отдельных компонентов: кремния (Jörgensen, 1955; Desicachary a. Dweltz, 1961), золы (Виноградов, 1939), липидов (Clarke a. Mazur, 1941), аминокислотного состава (Low, 1955; Пахомова, 1964), углеводного комплекса (Барашков, 1956; Пахомова, 1964) и пр.

Избранные нами виды очень резко отличаются между собой по морфологическому строению.

Coscinodiscus jonesianus (сем. *Coscinodiscaceae*) представлен крупными дисковидными клетками (до 200 μ в диам.), имеющими толстый и тяжелый

крупноструктурный кремневый панцирь. Протопласт клеток очень богат протоплазмой, крупными хроматофорами и запасными питательными веществами (масло), но беден клеточным соком. Этот вид неритический, солоноватоводно-морской, умеренно тепловодный, сильно эвригалинный и эвритермный. Он обитает в опресненных береговых водах европейского побережья Северного моря, в Балтийском море, в северо-западной части Черного моря, в Азовском и Каспийском морях. Однако ежегодное, исключительно массовое развитие его наблюдается только в Азовском море, особенно в Таганрогском и Ейском заливах; в последнем заливе в начале осени он представлен в фитопланктоне в массе и почти без примеси других водорослей. В Азовском фитопланктоне этот вид появляется в конце февраля, в незначительном количестве вегетирует в течение весны и лета, а в начале осени дает вспышку массового развития, вызывая бурое «цветение» воды, к концу ноября—началу декабря он постепенно выпадает из планктона. Вегетирует при 0.3—13.8$^0/_{00}$ и 5—28°, оптимальное развитие наблюдается при 3.9—7.8$^0/_{00}$ и 19—27.6°.

Развитие этого вида в Азовском море наблюдается ежегодно: все исследователи биологии Азовского моря, начиная с 90-х годов прошлого столетия, неизменно говорят о нем, как о характерном виде моря (не всегда определяя его верно, но давая правильное описание). Этот вид употребляется в пищу беспозвоночными животными.

Rhizosolenia calcar-avis (сем. *Soleniaceae*) представлен длинными тонкими палочковидными клетками (до 1000 μ длины при средней ширине 4—25 μ) с длинным острым шипом на обоих концах. Кремневый панцирь чрезвычайно тонкий, гиалиновый и очень ломкий. Протопласт клетки очень беден протоплазмой и мелкими зернистыми хроматофорами, почти вся полость клетки занята клеточным соком. Вид морской, обитает в неритическом и океаническом планктоне, широко распространен в морях умеренной и субтропической зон северного полушария. Этот вид сильно эвригалинный, вследствие чего его популяции могут обитать в морях с нормальной соленостью и в слабо соленых морях, в том числе во всех южных морях Советского Союза (за исключением Аральского моря), в которых ежегодно обильно развивается.

В Каспийском море *R. calcar-avis* населяет всю акваторию, при этом в Среднем и Южном Каспии она распространена вглубь до 100 м. Вегетирует в море круглогодично, но обычно в Северном Каспии в период массового развития синезеленых водорослей она уступает им по численности.

Известно, что до 1934 г. *R. calcar-avis* не обитала в Каспийском море; в 1934 г. были встречены в фитопланктоне Южного Каспия единичные клетки ее, а в 1936—1938 гг. она стала уже массовым видом Среднего и Южного Каспия и вскоре проникла в Северный Каспий (наблюдения Усачева, 1934—1936 гг., 1937—1939 гг. и 1948 г., и Персидского, 1938 г.). С тех пор *R. calcar-avis* стала неизменным круглогодичным доминантом среди диатомовых водорослей фитопланктона Каспийского моря, обитая при солености 1.33—13$^0/_{00}$ и температуре 6.4—25.9°. Клетки этого вида не употребляются в пищу животными, по-видимому, вследствие их остроигольчатой формы.

Для того чтобы определить кормовую ценность этих столь различных в морфологическом отношении планктонных видов, играющих огромную роль в жизни наших южных морей, мы предприняли их полное химическое исследование.

Образцы обоих видов были взяты в период их массового развития, когда фитопланктон представлял как бы природную «чистую культуру» одного вида. Пробы фитопланктона брались сетью Джеди (газ № 65) и, как обычно, фиксировались формалином.

Coscinodiscus jonesianus был взят в августе 1955 г. в Ейском заливе и частично в Таганрогском заливе вблизи входа в Ейский залив. *Rhizosolenia calcar-avis* собрана в Среднем и Южном Каспии весной 1954 и 1955 гг.

Нами определялось содержание белков, углеводов, жиров, витаминов B_1, B_2, PP и золы. В золе исследовалось содержание кальция, фосфора, железа, мышьяка, йода, калия. Устанавливалась также калорийность клеток этих видов.

Углеводы определялись по Шурля-Регенбогену (см. Игнатов, 1938 : 435—437), белки — по Кьельдалю (см. Александров, 1955 : 256—257), жиры — по Сокслету (см. Александров, 1955 : 257—258).

Тиамин (витамин B_1) экстрагировали 2%-й трихлоруксусной кислотой. Извлеченный тиамин с помощью красной кровяной соли переводили в тиохром, который затем извлекали изоамиловым спиртом. Интенсивность флуоресценции экстракта тиохрома в ультрафиолетовых лучах сравнивали со стандартным раствором витамина B_1 и таким образом определяли количество тиамина (см. Калмыков и др., 1952 : 321—326).

Определение содержания никотиновой кислоты (витамина PP) производилось цианбромидным методом (Калмыков и др., 1952 : 329—330).

Для определения количества свободного рибофлавина (витамина B_2) навеска исследуемого вещества обрабатывалась в кислой среде этиловым спиртом и выдерживалась в термостате при температуре 37° в течение 24 часов. Этим достигалось извлечение витамина. Затем витамин путем облучения инфракрасными лучами превращали в люминофлавин, который извлекали хлороформом. Сравнивая интенсивность флуоресценции хлороформенного экстракта в ультрафиолетовых лучах с интенсивностью флуоресценции стандартных растворов витамина B_2, определяли количество рибофлавина (Дробинцева и Горячева, 1951 : 6).

Содержание железа в золе определяли колориметрическим методом при помощи роданистого аммония (Игнатов, 1938 : 166—167), мышьяка путем восстановления его до мышьяковистого водорода (Архангелов, 1950 : 53). Определение кальция и фосфора производилось методами, принятыми при биохимическом исследовании растений (Ермаков и др., 1952 : 475—476 и 486). Йод определялся по методике, предусмотренной техническими требованиями для ламинарии (Брызгунов, 1952 : 54), а калий — кобальт-нитритным методом (Ермаков и др., 1952 : 482—484).

Производилось также определение общей бета-активности водорослей относительным методом. Использование спаренных торцовых счетчиков (Алфимов и др., 1962 : 79—82) позволило измерять активность проб с погрешностью не более 3—5%. Кроме того, рассчитывалась активность, обусловленная содержанием калия-40 (K^{40}).

Результаты наших исследований приведены в табл. 1—3.

Из приведенных в табл. 1 данных видно, что химический состав исследованных диатомовых водорослей различен. *R. calcar-avis* значительно превосходила *C. jonesianus* по количеству углеводов, минеральных солей и витаминов. Углеводов она содержала примерно в 4 раза больше, золы — в 2 раза, кальция — в 40 раз, фосфора — в 4 раза, железа — в 10 раз,

ТАБЛИЦА 1

Содержание белков, жиров, углеводов, золы (в г), минеральных элементов и витаминов (в мг) у *Coscinodiscus jonesianus* и *Rhizosolenia calcar-avis* (в 100 г абсолютно сухого вещества)

Вид	Белки	Жиры	Углеводы	Зола	Кальций	Фосфор	Железо	Мышьяк	Калий	Йод	Рибофлавин (B_2)	Тиамин (B_1)	Никотинамид (PP)	Калорийность
C. jonesianus	27.80	12.70	0.90	34.90	23.56	275.50	9.00	Следы	594.70	5.13	4.00	0.70	83.30	2357.8
R. calcar-avis	17.60	12.80	3.52	65.30	946.05	930.0	92.00	4.00	653.00	3.77	25.00	6.20	625.00	2056.3

ТАБЛИЦА 2

Соотношения между основными химическими компонентами и витаминами группы В у *Coscinodiscus jonesianus* и *Rhizosolenia calcar-avis*

Вид	Жиры	Белки	Углеводы	Зола	Фосфор	Железо	Кальций	Тиамин (B_1)	Рибофлавин (B_2)	Никотинамид (PP)
C. jonesianus	1	2.18	0.07	2.74	1	0.03	0.08	1	5.71	119.00
R. calcar-avis	1	1.37	0.27	5.10	1	0.09	1.01	1	4.03	100.80

рибофлавина — в 6 раз, тиамина — в 10 раз и никотинамида — в 8 раз больше, чем у *C. jonesianus*. Жиров, калия и йода у обоих видов было обнаружено примерно одинаковое количество. *C. jonesianus* заметно превосходил *R. calcar-avis* лишь содержанием белков (почти в 1.5 раза).

Калорийность обоих видов диатомовых водорослей была примерно одинакова; в расчете на 1 кг абсолютно сухого вещества она равнялась у *C. jonesianus* 2357.8 кал., а у *R. calcar-avis* — 2056.3 кал. Эти цифры близки к величинам, полученным А. П. Виноградовым (1939); по его данным, у *R. calcar-avis* калорийность в среднем равна 1837 кал. (пределы колебаний — 1518—2083).

Для характеристики обменных процессов, как известно, имеет значение не только абсолютное содержание отдельных компонентов, но и их соотношение. Важное значение, например, придается отношению золы к фосфору (Ketchum a. Redfield, 1949) и железа к фосфору (Harvey, 1937; Goldberg, 1952; Johnston, 1964). Учитывая это, нами были проведены соответствующие расчеты, результаты которых приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 3

Общая бета-активность и радиоактивность, обусловленная содержанием калия у *Coscinodiscus jonesianus* и *Rhizosolenia calcar-avis*

Вид	Бета-активность в 10^{-9} кюри на 1 кг воздушно-сухого вещества: общая	Бета-активность в 10^{-9} кюри на 1 кг воздушно-сухого вещества: за счет калия	Процент активности за счет калия
C. jonesianus	5.2	4.3	82.69
R. calcar-avis	6.1	4.7	77.15

Из табл. 2 видно, что исследованные виды водорослей весьма различались между собой по соотношению жиров, белков, углеводов, а также основных минеральных элементов, в то же время соотношение витаминов B_1, B_2 и PP у обоих видов было почти одинаковым.

Результаты изучения общей бета-активности водорослей и величины их активности, обусловленной содержанием калия, приведены в табл. 3.

Определения показали (см. табл. 3), что оба вида не имели заметных различий в величинах активности как общей, так и обусловленной содержанием калия.

На основании вышеизложенного мы можем сделать следующие выводы.

1. *Rhizosolenia calcar-avis* значительно превосходила *Coscinodiscus jonesianus* содержанием углеводов и особенно минеральных солей и витаминов. Оба вида водорослей содержали примерно одинаковое количество жиров, калия и йода.

2. Соотношение между основными компонентами химического состава — жирами, белками, углеводами, золой и отдельными минеральными солями у исследованных планктонных диатомовых — было весьма различным; в то же время соотношение основных витаминов группы «В» — B_1, B_2 и PP — было почти одинаковым.

3. Изученные виды водорослей не имели заметных различий в уровне общей бета-активности и активности, обусловленной содержанием калия.

4. Калорийность обоих видов была почти одинаковой.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что *Rhizosolenia calcar-avis* по кормовой ценности не уступает *Coscinodiscus jonesianus*. По-видимому, морфологическое строение клеток *R. calcar-avis* является препятствием для непосредственного употребления особей этого вида в пищу животными; но производимое ею огромное количество органического вещества потребляется зоопланктоном и бактериями в виде детрита, а также принимает участие в круговороте веществ в море, сильно увеличивая кормовую базу планктонных животных в Каспийском море.

ТАБЛИЦА 4

Сравнительные данные о химическом составе *Rhizosolenia calcar-avis* из Каспийского, Черного и Балтийского морей

Место сбора (море)	Азот	Белки	Жиры	Углеводы	Калорийность (кал.)	Зола	Фосфор	Кальций	Железо	Авторы
	в граммах						в миллиграммах			
	на 100 г абсолютно сухого вещества									
Каспийское	2.62	17.60	12.80	3.52	205.6	65.30	0.93	0.95	0.09	Наши данные.
»	1.32	—	—	—	—	61.7	0.57	—	—	Виноградов (1939).
»	2.20	—	—	—	—	48.27	0.57	—	—	То же.
»	1.98	—	—	—	183.7	50.27	0.58	0.77	0.15	»
Черное	3.69	23.06	1.93	20.04	194	54.97	—	—	—	Виноградова и др. (1962).
»	—	8.29	0.40	18.04	—	73.27	—	—	—	Виноградова (1964).
Балтийское	2.44	—	—	—	—	42.50	—	—	—	Brandt u. Raben (1919—1922).
»	2.10	—	—	—	—	65.28	0.66	1.15	0.89	Brandt (1935).

Литературные сведения о химическом составе *C. jonesianus* отсутствуют, исключая данные З. А. Виноградовой (1964); она указывает, что количество органического вещества у этого вида относится к количеству его у *R. calcar-avis* как 31 к 34. О химизме *R. calcar-avis* имеются некоторые сведения в результате исследования этого вида в Каспийском, Черном и Балтийском (Кильская бухта) морях.

В табл. 4 мы приводим данные химических исследований *R. calcar-avis* для образцов из Каспийского (Виноградов, 1939), Балтийского (Brandt, 1898; Brandt u. Raben, 1919—1922) и Черного морей (Виноградова и др., 1962; Виноградова, 1964).

Табл. 4 показывает, что *Rhizosolenia calcar-avis* (по данным всех авторов) очень богата золой. По содержанию азота, фосфора, кальция и железа данные всех авторов близки, что же касается количества жиров и углеводов, то имеются значительные расхождения. Мы это расхождение объясняем разными гидрологическими условиями морей и сезонами сбора материала. Исследования последнего времени показали, что сезон сбора материала и географическое положение моря оказывают большое влияние на химический состав водорослей планктона, в частности на содержание в них жира (Виноградов, 1938; Виноградова, 1957, 1959, 1960; Богоров, 1960). По-видимому, не меньшее значение имеет соленость моря, о чем в литературе пока сведений нет.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. М. (1955). Методы санитарно-гигиенических исследо- Алфимов Н. Н., П. И. Яговой, Ю. П. Алексеев. (1962). ваний. — Алфимов Н. Н., П. И. Яговой, Ю. П. Алексеев. (1962). Об увеличении эффективности регистрации бета-излучения при помощи торцовых счетчиков. Мед. радиология, 2. — Архангелов М. Н. (1950). Санитарно-гигиенические исследования (химические методы и микроанализ). — Барашков Г. К. (1956). Об углеводах некоторых видов диатомовых водорослей. ДАН СССР, 3, 1. — Барашков Г. К. (1959). Сравнительная биохимия диатомовых водорослей в связи с их кормовой ценностью. Автореф. диссерт. БИН, Л. — Барашков Г. К. (1960). Химия диатомовых водорослей. Бот. журн., 9. — Барашков Г. К. (1962). Химия некоторых морских планктонных диатомей. Тр. Мурманск. морск. биолог. инст., 4. — Барашков Г. К. (1963). Химия водорослей. — Богоров В. Г. (1960). Географические изменения жирности планктона в океане. ДАН СССР, 134, 6. — Брызгунов Ф. А. (1952). Морские водоросли. Кратк. наставл. по заготовке морск. водорослей. — Вернадский В. И. (1940). Океанография и геохимия. Биогеохимические очерки. — Виноградов А. П. (1935). Химический элементарный состав организмов моря. Тр. биогеохим. лабор. АН СССР, 3. — Виноградов А. П. (1938). Химический состав морского планктона. Тр. Всес. н.-и. инст. морского рыбн. хоз. и океанографии, 7, 97. — Виноградов А. П. (1939). Химический состав планктона (сообщ. 3). Тр. биогеохим. лабор. АН СССР, 5. — Виноградова З. А. (1957). Биохимический состав планктона Черного моря. ДАН СССР, 116, 4. — Виноградова З. А. (1959). Біохімічний склад планктону північно-західної частини Чорного моря. Наук. зап. Одеськ. біолог. ст. АН УРСР, 1. — Виноградова З. А. (1960). Динаміка біохімічного складу і калорійності планктону Чорного моря в сезонному і географічному аспектах. Наук. зап. Одеськ. біолог. ст. АН УРСР, 2. — Виноградова З. А. (1961). Особливості біохімічного складу та калорійності фіто- і зоопланктону північно-західної частини Чорного моря в 1955—1959 рр. Наук. зап. Одеськ. біолог. ст. АН УРСР, 3. — Виноградова З. А. (1964). Некоторые биохимические аспекты сравнительного изучения планктона Черного, Азовского и Каспийского морей. Океанология, 4, 2. — Виноградова З. А., В. В. Ковальский. (1962). К изучению химического элементарного состава черноморского планктона. ДАН СССР, 147, 6. — Виноградова З. А., О. С. Ковбасюк, Е. Э. Кривошей, В. І. Лісовська, Е. А. Мазуренко. (1962). Біохімічний склад і калорійність фіто- і зоопланктону Чорного моря. Наук. зап. Одеськ. біолог. ст. АН УРСР, 4. — Дробинцева А. В. и О. А. Горячева. (1951). Методическое пособие к практическим занятиям по биологической химии. — Ермаков А. Н., В. В. Арасимович, М. И. Смирнова-Иконникова и И. К. Мурри. (1952). Методы биохимического исследования растений. — Игнатов Н. К. (1938). Методы санитарно-гигиенических исследований. — Калмыков П. Е., И. Г. Селескериди и К. Т. Осипенко. (1952). Методы гигиенических исследований. — Кизеветтер И. В. (1954). О кормовой ценности планктона Охотского и Японского морей. Изв. Тихоокеанск. н.-и. инст. морск. рыбн. хоз. и океанографии, 39. — Ланская Л. А., Д. М. Витюк и Л. И. Рожанская. (1964). Некоторые данные о химическом составе морских планктонных водорослей, выращенных в условиях искусственного и естественного освещения. Тр. Севастоп. биолог. ст., 17. — Ланская Л. А., Т. И. Пшенина. (1961). Содержание белка, жира, углеводов и воды в некоторых массовых планктонных водорослях Черного моря, выращенных в культурах. Тр. Севастоп. биолог. ст., 14. — Ланская Л. А. и Т. И. Пшенина. (1963). Сравнение химического состава некоторых видов диатомовых в культурах и в море. Тр. Севастоп. биолог. ст., 16. — Пахомова М. В. (1964). Биохимическое исследование некоторых видов водорослей. Бюлл. МОИП. Отд. биолог., 69, 3. — Серенков Г. П. и Г. К. Барашков. (1954). Биохимический анализ морских планктонных дальневосточных диатомовых. Вестн. МГУ, 12. — Серенков Г. П., М. В. Пахомова. (1955). Исследование азотистого комплекса некоторых видов диатомовых водорослей. Вестн. МГУ, 12. — Серенков Г. П., М. В. Пахомова. (1959). Биохимическое исследование двух видов диатомовых водорослей. Вестн. МГУ, 2. — Цхомелидзе О. И. (1958). К биохимическому составу планктона восточной части Черного моря. Сообщ. АН ГрузССР, 21, 2. — Brandt K. (1898). Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Plankton. Wissenschaft. Meeresuntersuch., N. F., Abt. Kiel, 3. — Brandt K. u. R. Raben. (1919—1922). Zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Plankton und einiger Bodenorganismen. Wissenschaft. Meeresuntersuch., N. F., Abt., 19. — Clarke H. T. a. A. Mazur. (1941). The lipids of Diatoms. Journ. biol. chemistry, 141, 1. — Debray Ch., A. Cornet, F. Joubaud et J. Trémolières. (1957). Plancton marin dans l'alimentation humaine. 10 Congrès Intern. Thalassotherapie et Hydroclimat., Cannes, 6—8 april. — Debray Ch., A. Cornet, F. Joubaud et J. Trémolières. (1959). Sur la valeur alimentaire du plancton marin. La presse thermal et climatique, 4. — Desicachary T. V. a. N. E. Dweltz. (1961). The chemical composition of the diatom frustule. Proceed. Indian Acad. Sci. 53B, 4. — Goldberg E. D. (1952). Iron assimilation by marine diatoms. Biol. Bull. Woods Hole, 102. — Harris E., G. A. Rilley. (1956). Chemical composition of the plankton. Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 15. — Harvey H. W. (1937). The supply of iron to diatoms. Journ. Marin. Biol. Ass. U. K., 22. — Hensen V. (1887). Berichte der Komission zur Wissenschaftlichen Untersuchung an Meere, 14—16. — Jonston R. (1964). Sea water, the natural medium of phytoplankton. Journ. Marin. Biol. Ass. U. K., 44, 1. — Jörgensen E. G. (1955). Variations in the silicia content of diatoms. Physiol. Plant., 8, 4. — Ketchum H. a. A. C. Redfield. (1949). Some physical and chemical characteristics of algae growth in mass culture. Journ. cell. a. compar. phisiol., 31, 3. — Krey J. (1958). Chemical determinations of net plankton with special referens to equivalent albumin content. Journ. Marine Res., 17. — Lewin J. C., R. A. Lewin a. D. E. Philpott. (1958). Observation on *Phaeodactylum tricornutum*. Journ. Gen. Microbiol., 18, 2. — Low E. M. (1955). Studies on some chemical constituents of diatoms. Journ. Marine Res., 14. — Miquelis G. (1961). Etude chimique d'un echantillon de plancton lyophilise, Cahiers C. E. R. B. O. M., 5. — Moberg E. G. (1928). Chemical composition of marine plancton. Third PanPacific Sci. Congr., 4. Tokyo. — Parsons T. R., K. Stephens, J. D. H. Strickland. (1961). On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters. Journ. Fish. Res. Board Canads, 18. — Physiology a. biochemistry of algae. (1962). Acad. Press, New York.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР
и Военно-Медицинская академия,
Ленинград.

(Получено 14 X 1965).

A CONTRIBUTION TO THE BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF TWO MASS MARINE DIATOMS, *COSCINODISCUS JONESIANUS* (GREV.) OSTF. AND *RHIZOSOLENIA CALCAR-AVIS* M. SCHULTZE FROM AZOV AND CASPIAN SEAS

By N. N. Alfimov and A. I. Proschkina-Lavrenko

SUMMARY

It was shown by the investigation of the chemical composition of two taxonomically and morphologically distant marine plankton diatoms that both species had an almost equal content of fats, potassium and iodine and were similar in caloricity, but *Rhizosolenia calcar-avis* had a higher content of carbohydrates, mineral salts and vitamins than *Coscinodiscus jonesianus*, while the latter had a higher content of proteins.

ТОМ 51 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1966, № 9

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018)/.003.3 (07) : 581.527.5 : 528.9

И. Ф. Мусаев

К МЕТОДИКЕ И ТЕХНИКЕ УЧЕТА И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛОВ О МЕСТОНАХОЖДЕНИЯХ РАСТЕНИЙ ПРИ КАРТИРОВАНИИ ИХ АРЕАЛОВ

I. F. MUSAYEV. ON THE METHODS AND TECHNIQUE OF COLLECTING AND TREATMENT OF THE DATA ON THE LOCALITIES OF OCCURRENCE OF PLANT SPECIES IN THE COURSE OF MAPPING THEIR DISTRIBUTION AREAS

Ботаники нашей страны в последнее время большое внимание уделяют составлению карт точечных ареалов видов флоры СССР. Изданы сборники «Ареал» (1952) и «Ареалы растений флоры СССР» (1965). Картами ареалов иллюстрированы Флоры Арктики, Кавказа, Мурманской области, прибалтийских республик, Сибири и Дальнего Востока и статьи ряда авторов (Крашенинников, 1921, 1946, 1958; Лавренко и Никольская, 1963, 1965; Кадаев, 1963; Мусаев, 1963, 1965, 1966; Смирнова, 1964; Яковлев, 1964; Куваев, 1965, и некоторые другие).

В дальнейшем, вероятно, картирование точечных ареалов растений расширится. Для различных теоретических выводов и практического использования в детальных картах ареалов, как в справочном или исходном для исследований материале, нуждаются флористы и систематики, ботанико-географы и геоботаники, ресурсоведы и специалисты-практики. На эти аспекты указал Е. М. Лавренко (1965) и выступавшие по его докладу в соответствующей комиссии Всесоюзного Ботанического общества И. Х. Блюменталь, В. И. Грубов, С. Ю. Липшиц, С. Я. Соколов, А. И. Толмачев и др. (см. сообщение Юрцева, 1965).

Наша флора, насчитывающая почти 18 тысяч видов сосудистых растений, богата различными полезными группами трав, деревьев и кустарников — пищевыми, лекарственными, дубильными, красильными, эфирномасличными, декоративными, кормовыми и т. д. Для поисков и изучения таких групп растений во многих случаях бывают необходимы карты их ареалов.

Задача состоит в том, чтобы ботаники более активно включились в работу по картированию ареалов растений с учетом распространения их на всей территории СССР. При этом важное значение приобретают методы и технические приемы, которые могут применяться при картировании ареалов больших групп растений.

Общие положения и методы картирования ареалов достаточно полно отражены в работах наших и зарубежных ботаников (Алехин, 1938; Вульф, 1944; Meusel, 1943; Hultén, 1950, 1958, 1962; Good, 1953; Rothmaler, 1955; Толмачев, 1958, 1962; Faegeri, 1960, и др.). Однако, независимо от конечных целей и задач исследования, первоначально любая карта ареала должна быть составлена, на наш взгляд, с применением наиболее объективного контурно-точечного метода (Толмачев, 1962).

Фактическими данными при картировании ареалов этим методом служат сведения о местонахождениях видов в природе. В некоторых зарубежных странах для учета местонахождений соответствующую территорию на карте делят на квадраты размером, например, 10×10 км. Затем учитываются все виды флоры на площади каждого квадрата. При картировании ареала на бланке каждого вида отмечаются каким-либо точечным знаком его местонахождения по квадратам. На каждом квадрате вид указывается только один раз, независимо от частоты его встречаемости. С использованием этого способа выполнены, например, карты ареалов видов британской флоры (Atlas of the British flora).

Этот способ учета местонахождений видов применим к флористически хорошо и равномерно изученным территориям. Для громадной и в разной степени изученной территории Советского Союза указанный способ не годится. В наших условиях основными первичными материалами о местонахождениях видов служат сведения, отмеченные на этикетках гербарных экземпляров растений.

Выписка местонахождений по гербариям и их привязка к карте являются очень трудоемкими процессами, требующими больших затрат времени. Трудоемкость особенно сказывается при обработке фактических данных по большому числу видов. Поэтому важное значение приобретают технические приемы, которые могут облегчить и упростить эту работу без ущерба для конечных результатов.

В литературе подобные практические вопросы не освещены, и каждый исследователь обрабатывает первичный материал по-своему. Желательно было бы разработать единые приемы технической обработки фактических данных. В этом аспекте хотелось бы поделиться некоторыми нашими соображениями, возникшими в ходе работы по составлению карт ареалов большого числа туранских видов (Мусаев, 1963, 1965, 1966) и многих лекарственных растений флоры СССР.

Процесс составления карты точечного ареала складывается из нескольких этапов: 1) выписка местонахождений вида по этикеткам гербарных экземпляров; 2) определение географических координат местонахождений для привязки их к карте; 3) нанесение местонахождений точечными знаками на картографический бланк, на котором составляется карта арела; 4) дополнительный учет местонахождений по литературе, определение их координат и нанесение на бланк знаками, отличными от тех, которыми отмечаются местонахождения гербарных образцов; 5) очерчивание общего контура ареала; 6) составление на основе оригинала-черновика беловых (чистовых) экземпляров карты ареала, пригодных к публикации в печати.

Наиболее трудоемкими этапами являются первые два. Техническим приемам обработки материала на этих этапах и посвящена настоящая статья.

Местонахождения картируемого вида желательно выявить по данным всех основных гербарных хранилищ Союза, сосредоточенных главным образом в ботанических учреждениях Ленинграда, Москвы, столиц союзных республик, а также городов Владивостока, Воронежа, Днепропетровска, Иркутска, Казани, Махачкалы, Новосибирска, Ростова-на-Дону, Одессы, Саратова, Свердловска, Томска и Харькова. Только при соблюдении этого условия карта ареала может дать достаточно полную информацию о местонахождениях вида.

Выписка местонахождений (названий географических пунктов сбора) вида по этикеткам гербарных экземпляров может показаться на первый взгляд нетрудным делом. Однако это не так.

Прежде чем выписать сведения о местонахождениях, *необходимо удостовериться в бесспорной принадлежности гербарных экземпляров к соответствующим видам*. Иначе карты ареалов растений не будут объективными, приведут к ошибочным заключениям и не принесут пользы ни науке, ни практике. Поэтому *составитель карты при работе с гербарием должен опираться на материал, визированный систематиком-монографом, или же самостоятельно проработать таксономию групп растений*, ареалы которых ему приходится картировать.

Гербарные этикетки разных коллекторов бывают различной полноты. Одни дают подробную информацию о местонахождении и местообитании вида, на других бывает указано только название географического пункта без расшифровки района его расположения, нередко даже без даты сбора. Например, Кзылча, Куркреук, Кара-Калпак, Кара-Булак, Сары-Булак и т. д. Часто такие пункты на имеющихся в обиходе картах не бывают обозначены. Или, напротив, под одним названием встречается несколько пунктов, расположенных в различных частях территории. В последнем случае название трудно привязать к какому-либо определенному пункту на карте. Иногда на этикетках старых сборов указывается лишь название губернии, уезда, волости или низменности, горного хребта без конкретизации местонахождений. Часто этикетки бывают написаны неразборчивым почерком. Все это создает затруднения в работе.

По какому же принципу производить выписки с этикеток различного содержания? Прежде всего следует отметить, что записи о местонахождениях того или иного вида надо делать не на отдельных карточках (как делают многие исследователи), а в общей тетради. В этом случае отпадает надобность в повторении названий растений в каждой записи. Название вида с указанием лиц, исследовавших его таксономию, можно поместить в заглавии над всеми записями, сделанными в данном гербарном хранилище.

Если этикетка содержит разнообразные сведения о местонахождении и местообитании растений, то, на наш взгляд, обязательно списать следующие данные: 1) название конкретного географического пункта, где растение собрано, и расстояние от этого пункта до точки его нахождения (если таковое указано); 2) название района (уезда), области (губернии); 3) дату; 4) фамилию коллектора. Надо выписать также сведения о местообитаниях и биологии вида, если они указаны на этикетках. Такие данные бывают нужны при эколого-биологической характеристике вида в тексте к карте.

Если этикетки дают менее полную информацию о местонахождениях вида, чем требуется, необходимо списать имеющиеся сведения. Если название пункта сбора написано неразборчиво, надо его точно срисовать, сфотографировать. При работе с другими видами могут встретиться этикетки с теми же названиями, но написанными более разборчивым почерком или печатными буквами. Практически чаще всего так и бывает.

Если на этикетке указано только название области или района, уезда и т. д., то такими неконкретными местонахождениями следует пренебрегать; учитывать их надо при оконтуривании ареала, если такие районы существенно влияют на общие очерта-

ния пределов распространения вида. Тогда на карте соответствующие участки ареала надо отметить особыми знаками (например, крестиком), сделав соответствующую оговорку в тексте.

Гербарные материалы целесообразно просматривать по разным областям и районам в отдельности, чтобы избежать повторных записей с одинаковых этикеток, когда в гербарии хранится несколько экземпляров данного вида из одного пункта.

На первом этапе работа с гербарием является в какой-то степени творческой: составитель карты думает над содержанием этикеток, с которых отбирает для записи нужные сведения, расшифровывает первоначально неясные названия местонахождений и главное — учитывает таксономическую достоверность гербарных экземпляров видов.

Иначе обстоит дело на втором этапе, когда нужно привязать местонахождения к карте. В творческом плане эта работа для ботаника малоинтересна, хотя и дает известное знакомство с географическими картами. Этот этап самый трудоемкий. Пожалуй, из всего времени, которое требуется для составления карты ареала, три четверти приходится тратить на поиски местонахождений по географическим картам, на их привязку к карте.

Очень часто нелегко бывает находить на картах маленькие села, деревни, хутора, кишлаки, колодцы, озера, урочища, притоки рек и т. д. Приходится просматривать множество различных карт, тратя массу времени, причем некоторые пункты так и не находятся на имеющихся картах. Впоследствии координаты многих из них все же устанавливаются, когда при работе с другими видами попадаются этикетки, на которых наряду с ненайденным на карте пунктом бывают перечислены и другие географические пункты, расположенные близко к первому. Например, маленькой ж.-д. станции Алмало нет на картах, и мы ее не нашли. Позже встретилась этикетка с записью: «Ст. Алмало, в 10 км к СЗ от ст. Шамхал, Дагестанская АССР». Станция Шамхал указана на карте, и теперь уже нетрудно было установить местоположение ст. Алмало. Таких случаев много.

Иногда на разных этикетках название одного и того же пункта бывает написано по-разному. Так, один колодец назывался: Кукрук, Куркрук, Куркреукты. На установление истинного названия пришлось тратить лишнее время. Такие случаи затягивают работу.

Однако на втором этапе количество затрачиваемого времени зависит главным образом от степени рациональности приемов поиска и привязки местонахождений видов к карте, от приемов систематизации местонахождений.

Многие исследователи записывают сведения о местонахождениях вида на отдельных карточках, затем находят соответствующие пункты на картах и без определения географических координат наносят местонахождения по этим пунктам на картографический бланк для ареала определенного вида. Такой прием не совсем точен, но прост и может быть целесообразен при составлении карт ареалов одного или нескольких видов растений. Однако при картировании ареалов большого числа растений этот прием малоэффективен и приводит к излишним затратам времени.

Очень часто в перечнях местонахождений разных видов повторяются названия одних и тех же пунктов. Чем больше число видов, с которыми работает исследователь, тем чаще, очевидно, будут повторяться названия одних и тех же пунктов. Так, при составлении карт ареалов 50 туранских видов нами было выявлено более 28 тысяч отдельных местонахождений. Все они относились к названиям только 9 тысяч различных географических пунктов, которые, таким образом, повторялись в наших записях в среднем более, чем по три раза. Если пользоваться указанным выше приемом, пришлось бы выполнять тройную работу.

Кроме того, при картировании ареалов без определения географических координат местонахождений не остается следов труда, затраченного на поиски местонахождений на картах. Мы получаем карту ареала вида, местонахождения которого оказываются как бы обезличенными, оторванными от первичных записей. Это лишает возможности производить сверку нанесенных на карту местонахождений с первичными записями, если возникнет такая необходимость в дальнейшем. Возникают трудности и неточности также и при переносе местонахождений вида с бланка-оригинала на картографические основы другого масштаба.

В целях экономии времени, упрощения работы и достижения большей точности, на наш взгляд, на этом этапе обработки материалов *целесообразно пользоваться алфавитными каталогами названий географических пунктов, соответствующих местонахождениям определенного количества видов. При этом все названия, приведенные в каталоге, снабжаются их географическими координатами.* Пользуясь таким каталогом, нетрудно наносить местонахождения любого вида на любую бланковую основу. Как же практически составлять каталоги?

Местонахождения каждого вида под порядковыми номерами записываются, как уже говорилось, в общую тетрадь, страницы которой нумеруются. Затем, когда наберутся записи по большому числу видов (30—40 и более), приступают к составлению для них каталога. С этой целью из каждой записи выбирается название конкретного географического пункта с указанием номера записи и страницы тетради, а также сокращенного наименования района, где данный пункт расположен. Например, если в записи указано «Дагестан, Махачкала, Таркитау», то конкретный пункт будет «Таркитау», а в записи «Дагестан, Махачкала» — «Махачкала».

Названия конкретных пунктов записывают сначала на отдельных полосках бумаги (или на листах, разрезаемых потом на полоски по числу названий). Затем их располагают в алфавитном порядке, отбрасывая повторяющиеся пункты, и записывают в общую тетрадь, создавая, таким образом, алфавитный каталог. Теперь уже находят их на картах, определяют географические координаты каждого пункта, которые записывают против их названий в каталоге. В принципе каталог может быть составлен и в виде картотеки. Но она более громоздка и менее удобна для быстрого нахождения нужных названий. Данный конкретный каталог, составленный по местонахождениям определенного набора видов, практически не пополняется новыми названиями географических пунктов. Поэтому каталоги лучше составлять в общих тетрадях, а не в виде картотеки или на перфокартах.

При определении координат крупные географические пункты быстро находят на картах и установить их координаты нетрудно. Когда под одним названием на карте встречается несколько пунктов, местонахождение уточняют с помощью первичных записей, на которые сделаны ссылки в каталоге. Так же необходимо поступить, когда названный в каталоге пункт не обозначен на карте. Первичные записи, дающие более полную информацию о местонахождениях, облегчают установление местоположения таких пунктов на карте.

Для большей ясности изложенного приводим некоторые записи из каталога, составленного нами по местонахождениям видов туранской флоры (см. таблицу).

Фрагмент алфавитного каталога названий географических пунктов

1	2	3	4	5	6	7
30	212	с.	Камыш-Чай	Армн.		
160	17	кут.	Канабур	С. Даг.		
210	315	возв.	Кангакыр	К. Ург.		
116	28	ст.	Кандагач	З. Каз.		
318	378	хут.	Кандалинцево	Орнб.		
47	210	оз.	Кандры-Куль	Уфм.		
418	576	ур.	Канжар	Тем.		
89	425	гор.	Канибадам	Бух.		
119	312	а.	Кара-Алма	К. Калп.		
628	47	ущ. р.	Кара-Арча	Аул.-А.		
75	123	лим.	Кара-Барак	Лбщ.		
327	62	пес.	Карабек	д. А.-Д.		
213	349	пос.	Кара-Бугаз	Туркм.		
447	39	кол.	Кара-Бугаз	Туркм.		
59	418	род.	Кара-Булак	Актб.		
85	78	род.	Кара-Булак	Кз. Ор.		
522	97	с.	Кара-Булак	Ферг.		
349	246	ур.	Кара-Булак	З. Алат.		

В первой графе таблицы указаны номера первичных записей о местонахождениях растений; во второй — номера страниц тетрадей с первичными записями; в третьей — сокращенно[1] тип географического пункта (например, село, кутан, возвышенность, станция, хутор, урочище и т. д.); в четвертой — сами названия географических пунктов; в пятой — сокращенные наименования районов, где расположены пункты (например, Армения, Северный Дагестан, Куня-Ургенчский район, Западный Казахстан, Оренбургская обл. и т. д.). Затем в каталоге для каждого пункта указаны его географические координаты в градусах и минутах (графы 6 и 7).

Каталоги с координатами названий географических пунктов можно составлять по местонахождениям определенного набора видов с учетом их распространения на всей территории СССР или в отдельных ее частях (географических или административных районах). Каталогами отдельных территорий удобнее пользоваться при работе с видами, характерными в основном для данной территории.

По одному географическому или административному району для различных групп растений может быть составлено несколько каталогов. Впоследствии все различные географические пункты, приведенные в них, можно объединить в сводном каталоге. С ним удобнее работать, чем с несколькими каталогами, составленными в разное время для различных групп растений и содержащими поэтому некоторое количество повторяющихся названий одинаковых пунктов. В сводном каталоге нет надобности указывать номера первичных записей о местонахождениях и номера страниц тетрадей с этими записями, так как все названия пунктов сводного каталога уже снабжены координатами и уточнять местонахождения по первичным записям не нужно. Сводный каталог в принципе может охватить координаты местонахождений многих сотен видов, встречающихся на определенной территории.

[1] Сокращения необходимо расшифровать в начале или конце каталога.

При составлении каталогов приходится затрачивать некоторое дополнительное время на выборку конкретных названий географических пунктов из первичных записей и на составление их алфавитного списка. Впоследствии это время окупается с избытком, ибо в несколько раз сокращается самая трудоемкая работа, связанная с поисками местонахождений различных видов на географических картах.

Координаты географических пунктов, имеющиеся в данном каталоге, могут быть впоследствии использованы любым исследователем, изучающим ареалы других групп растений, встречающихся на той территории, для которой составлен каталог. О созданных каталогах целесообразно сообщать в печати (например, в «Ботаническом журнале»), чтобы не повторять уже проделанную работу и предоставить возможность заинтересованным лицам пользоваться ими в учреждениях, где каталоги хранятся. Возможен и обмен каталогами между учреждениями.

После составления каталога дальнейшая работа по фиксации местонахождений на картографических бланках движется быстро. Берут тетрадь с записями местонахождений определенного вида, находят по каталогу их координаты, и по ним наносят соответствующие местонахождения точечными знаками на карту ареала. Таким способом за рабочий день можно нанести на бланки до 400—500 отдельных местонахождений.

Пограничные, крайние точки ареала на черновом бланке следует снабжать номерами первичных записей, особенно если они слишком отдалены от центральных, насыщенных местонахождениями районов. Это облегчает при надобности последующую проверку правильности нанесения точек на карту. На черновом бланке точки необходимо фиксировать простым карандашом. Они должны быть возможно меньших размеров, чтобы закрывать собою минимум пространства. Этим достигается наибольшая точность расположения местонахождений на карте.

После нанесения на бланк всех местонахождений вида, выявленных по гербариям, дополнительно учитываются и местонахождения по литературе, если таковые имеются. Они фиксируются на бланке знаком, отличным от того, каким указаны гербарные местонахождения (например, маленькими кружочками). Этим, собственно, и завершается работа по учету и фиксации местонахождений ареала на карте.

Некоторые составители карт на одном бланке фиксируют местонахождения (различными знаками) по ареалам нескольких видов. Это допустимо, вероятно, если ареалы растений не соприкасаются. В противном случае карты трудно читать и ареалы отдельных видов невозможно оконтуривать. Например, в сводке «Лекарственные растения» Белоруссии (1965) точечные ареалы 51 вида размещены на 17 картах (по три вида на каждом бланке). Районы распространения растений в большинстве случаев совпадают. Вряд ли это целесообразно. Границы ареала, по нашему мнению, обязательно должны быть оконтурены.

Оконтуренная карта ареала, на которую нанесены все известные местонахождения вида, может дать исчерпывающую информацию о распространении растения в природе, если соответствующая территория была детально обследована ботаниками-коллекторами. Но такая карта может и не отразить истинные размеры ареала, если не все части территории, где вид распространен, обследованы с достаточной полнотой. Поэтому оконтуривание ареала является очень ответственным творческим процессом, при котором автор руководствуется в какой-то мере своими личными соображениями и знаниями о распространении данного вида. Однако с мнением одного лица в этом вопросе можно и не согласиться. Но фактическое содержание карты — данные о местонахождениях вида, изображенные точечными знаками, — представляет собой объективную ценность, которая дает любому исследователю основу для различных обобщений и выводов.

Литература

Алехин В. В. (1938). География растений. — Ареал. (1952). Сб. статей, 1. — Ареалы растений флоры СССР. (1965). Сб. статей. Изд. ЛГУ. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. — Кадаев Г. В. (1963). Лекарственные растения Карачаево-Черкесии. — Крашенинников И. М. (1921). К систематике рода *Artemisia* (Естественные циклы рас и видов секции *Seriphidium* русского Туркестана). Бот. матер. герб. Главн. бот. сада, 2. — Крашенинников И. М. (1946). Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 2. — Крашенинников И. М. (1958). Роль и значение Ангарского флористического центра в флорогенетическом развитии основных евразиатских групп полыней подрода *Euartemisia*. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 3. — Куваев В. Б. (1965). Понятия голо- и ценоареала на примере некоторых лекарственных растений. Бот. журн., 8. — Лавренко Е. М. (1965). О некоторых основных задачах изучения географии и истории растительного покрова субаридных и аридных районов СССР и сопредельных стран. Бот. журн., 9. — Лавренко Е. М. и Н. Н. Никольская. (1963). Ареалы некоторых центральноазиатских и северотуранских видов пустынных растений и вопрос о ботанико-географической границе между Средней и Центральной Азией. Бот. журн., 12. — Лавренко Е. М. и Н. Н. Никольская. (1965). О распространении в Монгольском Алтае, Джунгарии и Восточном Тянь-Шане некоторых западных видов ковыля. Бот. журн., 10. — Лекарственные растения (дикорастущие). (1965). Изд. Инст. экспер. бот. и микробиолог. АН БССР, Минск. — Мусаев И. Ф. (1963). О северных пределах распространения характерных компонентов туранской пустынной флоры. Бот. журн., 2. — Мусаев И. Ф. (1965). Северные пределы распространения характерных компонентов туранской пустынной флоры. В сб.: Ареалы растений флоры СССР. Изд. ЛГУ. — Мусаев И. Ф. (1966). Географическое распространение характерных компонентов туранской пустынной флоры. Вестн. ЛГУ, 3, сер. биолог. 1. — Смирнова Г. К. (1964). Сравнительно-анатомическое исследование и анализ ареалов отечественных аралий. В кн.: Изучение и использование лекарств. растит. ресурсов СССР. — Толмачев А. И. (1958). Ареал вида и его развитие. В сб.: Проблема вида в ботанике, 1. — Толмачев А. И. (1962). Основы учения об ареалах (Введение в хорологию растений). — Юрцев Б. А. (1965). В Комиссии ВБО по истории флоры и растительности СССР. Обсуждение перспектив разработки в СССР основных проблем истории флоры и растительности аридных и субаридных районов. Бот. журн., 9. — Яковлев Г. П. (1964). Новая система рода *Sophora* L. и его филогенез. Вопр. фармакогнозии, 2. — Atlas of British flora. (1962). Ed. F. H. Perring a. S. M. Walters. Bot. Soc. British Isles. — Faegri K. (1960). The distribution of coast plants. Maps of distribution of the Norwegian vascular plants, 1. — Good R. (1953). The geograpby of the flowering plants. — Hultén E. (1950). Atlas över Vaxternas utbredning i Norden. — Hulten E. (1958). The amphy-atlantic plants and their phytogeographical connections. Krgl. Sv. Vet.-Acad. Handl., ser. 4, 7, 1. — Hultén E. (1962). The circumpolar plants. 1. Vascular cryptogams, Conifers, Monocotyledons. Kgl. Vet.-Acad. Handl., ser. 4, 8, 5. — Meusel H. (1943). Vergleichende Arealkunde. Einfuhrung in die Lehre von der mitteleuropäischen Flora. — Rothmaler W. (1955). Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 1 XI 1965).

УДК 57/581.4 : (018)/.003.3 : 631.175.

И. В. Борисова и Т. А. Попова

ЗНАЧЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ БИОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗРАБОТКИ МЕТОДИКИ УЧЕТА ИХ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ

С 1 рисунком

I. V. BORISOVA AND T. A. POPOVA. THE SIGNIFICANCE OF INVESTIGATION OF SPECIFIC BIOLOGOMORPHOLOGICAL FEATURES OF PLANTS FOR THE ELABORATION OF THE METHODS OF ESTIMATION OF THEIR BIOLOGICAL PRODUCTIVITY

Изучение биологической продуктивности в настоящее время должно быть основано на индивидуальном подходе к каждому виду растения или определенным биологическим группам. Далее мы попытаемся показать это на примере степных травянистых растений Центрального Казахстана.

Под биологической (полной) продуктивностью понимают количество производимой организмами биомассы за определенный период (Мазинг и Трасс, 1965). Обычно единицей времени учета является вегетационный сезон.

Биологическая продуктивность растения определяется интенсивностью процессов побегообразования и корнеобразования, темпы прохождения которых зависят от возраста особи и от сочетания метеорологических условий.

Первоочередная задача изучения биологической продуктивности состоит в разработке наиболее объективной методики ее учета. За последние годы были опубликованы 3 методики определения полной или абсолютной продуктивности надземных частей травянистых растений: методика В. Б. Сочавы с сотрудниками (1962), Н. П. Дружининой (1963) и методика В. Н. Голубева (1963). Это только первые шаги по пути объективного решения вопроса. Что же касается методики учета годичной продуктивности подземных частей трав, то она еще совершенно не разработана.

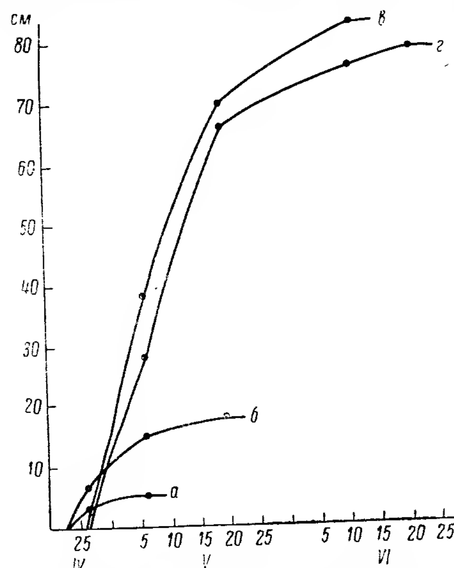
Голубев (1963) предложил метод, основанный на учете естественно отмирающих органов травянистых растений (листьев, стеблей, венчиков цветков), а также плодов и семян. Метод его довольно прост и точен, но не везде применим. В сухих и пустынных степях с разреженным травостоем сбор ветоши с определенных площадок не даст точного результата, так как сухие остатки растений легко обламываются и уносятся ветром за пределы площадки.

Интересна и общедоступна методика Сочавы с сотрудниками (1962), названная им «методом моделей».[1] Однако здесь, как правильно отметил Голубев (1963), не учтены существенные особенности биологии растений, с которыми следует считаться при определении биологической продуктивности. Так, модель сообщества должна отражать не

[1] Н. П. Дружинина, используя статистические методы при обработке данных, нашла пути некоторого усовершенствования этой методики.

только флористический состав и количественные соотношения видов. Необходимо, чтобы она правильно отражала и возрастной состав популяций компонентов сообщества, так как на разных возрастных этапах развития растения основные жизненные процессы как биолого-морфологические, так и физиологические протекают неодинаково. В ювенильном возрасте и у взрослых молодых, зрелых и стареющих особей различны темпы и интенсивность роста (см. рисунок), побегообразования, корнеобразования, а также интенсивность транспирации и фотосинтеза (Казарян, 1959).

При учете возрастного состава мы сталкиваемся с одной из самых больших трудностей — определением возраста растений. Для травянистых растений это весьма нелегкая задача, а иногда и неразрешимая. Существующие способы определения возраста трав очень трудоемки (Работнов, 1960). Кроме того, здесь также необходим индивидуальный подход к каждому виду растений. Только зная биолого-морфологические особенности растения (характер ветвления, число ежегодно образующихся листьев и пр.), можно применить тот или иной способ определения возраста.



Ход роста листьев разновозрастных особей *Ferula songorica* Pall. ex Schult. в 1960 г. (западина с зарослями спиреи и караганы на шлейфе сопки, г. Коксенгир, Жана-Аркинский район Карагандинской обл.).

а и *б* — ювенильные особи 2 и 10 лет; *в* — прематурная особь 15 лет; *г* — взрослая особь 22 лет.

Возвращаясь к модели сообщества, необходимо указать еще на то, что она должна отражать и фенотипический состав взрослых особей популяции, который, кстати, более динамичен, чем возрастной состав, и его нужно учитывать ежегодно (см. таблицу). Важность такого учета понятна, так как вес надземной части вегетативной особи всегда или почти всегда меньше веса надземной части генеративной особи той же возрастной группы. Значит, эти особи нужно при подсчете учитывать отдельно.

Представление о том, что максимальное значение массы (веса) видов в подекадных укосах характеризует их полную продуктивность, для многих растений является ошибочным. Максимальный вес надземная часть растения в большинстве случаев имеет в фазе цветения или плодоношения. Однако это еще не значит, что, срезая побеги в это время, мы можем учесть их полную продуктивность. Как справедливо указал Голубев (1963), к этому моменту у некоторых растений часть нижних листьев на побегах отмирает и не попадает в учет. Наши данные подтверждают его мнение. Так, у ромашника *Tanacetum achilleifolium* (M. B.) Sch. Bip., житняка *Agropyron pectiniforme* Roem. et Schult., типчака *Festuca sulcata* Hack. серпухи *Serratula cardunculus* (Pall.) Schischk. ко времени отцветания в 1957 (наиболее влажном) году на генеративных и вегетативных побегах подсохло около 50% листьев, у солонечника *Galatella divaricata* (Fisch. ex M. B.) Novopokr., козельца *Scorzonera stricta* Hornem. и других видов количество подсохших листьев составляло около 15—20%, а у ферул — *Ferula tatarica* Fisch. и *F. caspica* M. B., и других видов все 100% листьев подсохли. В сухие годы процент подсохших листьев еще выше.

Кроме того, существует группа растений проантов (*Pulsatilla patens* s. l., *Adonis wolgensis* Stev. и др.), у которых ко времени цветения листья совершенно не развиты (только начинают отрастать), а в период полного развития листьев генеративные побеги подсыхают и отваливаются. Значит, для учета биологической продуктивности этих растений необходим особый подход.

Не попадают также в максимальный по весу укос побеги, отросшие после цветения и плодоношения. Это — побеги добавочного цветения и добавочной (постгенеративной) вегетации (Беспалова, Борисова, Попова, 1966) и главным образом листья и побеги новой осенней генерации. В связи с последним обстоятельством встает важный вопрос о времени начала вегетации растений, а следовательно и сроков учета биологической продуктивности.

В степных сообществах Центрального Казахстана можно выделить 3 группы растений по времени начала вегетации. У растений I группы вегетация всегда начинается весной. Это — летнезеленые растения, гемиэфемероиды (весенне-раннелетние) и настоящие эфемерные (эфемеры и эфемероиды) растения (Борисова, 1965). У растений II группы вегетация начинается осенью, а после вынужденного зимнего покоя продолжается весной.[1] Сюда относятся озимые многолетние и однолетние растения, отчасти летне-зимнезеленые. У растений III группы одни побеги начинают вегетировать осенью, а другие — весной. Это в основном летне-зимнезеленые растения.

[1] Многие исследователи, наблюдая у злаков и осок ранневесеннее отрастание, вернее дорастание осенних листьев, неправильно расценивают это как «позеленение оснований перезимовавших листьев» (Калинина, 1954, и др.).

При выработке методики определения биологической продуктивности необходимо помнить о наличии этих групп растений. Кроме того, следует иметь в виду, что ритмика корнеобразования чаще всего не совпадает с ритмикой побегообразования (см. Трутон — Troughton, — цит. по: Понятовская, 1958).

В настоящее время процессы корнеобразования изучены еще очень слабо. Мы мало знаем о том, когда начинают отрастать, когда достигают максимальной длины, сколько лет живут и когда начинают отмирать корни у разных видов растений. Однако, судя по сводке Трутона (цит. по: Понятовская, 1958), для некоторых злаков установлены закономерности роста, отмирания и длительности жизни корней. Кроме того, Трутон сделал очень важный вывод для методики учета корней. Он показал, что увеличение веса корней еще не может служить доказательством продолжения их роста в длину. Установлено, что вес корней увеличивается после прекращения ими заглубления. Вероятнее всего это происходит в результате увеличения веса клеточного содержимого.

Для изучения биологической продуктивности подземной массы важно знать длительность жизни корней. В этом отношении также существуют разные типы растений. У одних видов все придаточные корни обновляются ежегодно, например у тюльпанов и некоторых луков (Попова, 1965), у других они живут долго (у *Iris scariosa* Willd. ex Link — 2—3 года; у *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. — 3—4 года; у *Linosyris tatarica* (Less.) C. A. Mey. — до 7—8 лет).

Очень сложны и слабо изучены закономерности корнеобразования у стержневых типов корневых структур. Интересны, но трудны для учета эфемерные корни, характерные для многих степных и пустынных растений (Шалыт, 1960).

Разнообразны растения также и по времени образования корней. Так, у грудницы *Linosyris tatarica* придаточные корни отрастают еще до прорастания почки возобновления (обычно в год, предшествующий развитию надземного побега). У типчака *Festuca sulcata* монокарпический побег укореняется на первом году жизни, одновременно с прорастанием почки, а у ромашника *Tanacetum achilleifolium* — на втором или третьем году. Все эти примеры свидетельствуют опять-таки о невозможности одинакового подхода к учету ежегодного прироста подземных органов.

Во многих работах производится сравнение массы надземных и подземных частей растений. Для многолетних трав такое сравнение неправомочно, так как в надземной части даже в лучшем случае учитывается полная продуктивность за один вегетационный сезон, а в подземной — сумма продуктивностей за несколько сезонов.

Период раздельного изучения развития надземной и подземной частей растений уже заканчивается. Настало время синтетического изучения коррелятивно связанных процессов побего- и корнеобразования. Только этот путь может привести к правильному решению вопросов определения биологической продуктивности.

Некоторые авторы, чтобы составить представление о полной продуктивности, производят учет массы ветоши, опада и подстилки. В этом случае необходимо иметь в виду, что не только в подстилке, но также в опаде и даже в ветоши могут быть представлены разновозрастные части растений. Так, например, среди ковылей имеются 2 группы видов. У перистых ковылей — *Stipa kirghisorum* P. Smirn., *S. lessingiana*, *S. rubens* P. Smirn. и других сухие генеративные побеги после обсеменения вскоре отваливаются. У ковылей-волосатиков *S. capillata* L. и особенно у *S. sareptana* A. Beck. генеративные побеги в сухом состоянии почти полностью сохраняются не только до следующего года; остатки их «на корню» имеются в дерновине в течение 2—3 лет и попадают в образец при сборе ветоши вместе с высохшими листьями и побегами этого года. Другим примером может служить ход подсыхания и постепенного разрушения листьев *Ferula songorica* Pall. ex Schult. Листья ее подсыхают к концу июня. Пластинка листа разрушается в том же году. К осени на побеге остается только сухой черешок листа. Постепенно разрушаются и все пленчатые части между жилками основания листа, а основания влагалищ, вернее их жилок, сохраняются на корневище в течение 7—8 лет и также в течение первых 2—3 лет могут попасть в учет при сборе ветоши.

Для разработки методики определения биологической продуктивности важно знать порядок отмирания надземных и подземных органов. По наблюдениям Г. П. Белостокова (1962), подсыхание листьев однодольных растений начинается с верхушек, пожелтение и подсыхание листьев у многих представителей двудольного разнотравья идет по всей их поверхности, а у бобовых — отдельными дольками.

Подсыхание побегов может происходить двояко: 1) начиная с верхушки, как у грудниц *Linosyris tatarica*, *L. villosa* (L.) DC., наголоватки *Jurinea multiflora* (L.) B. Fedtsch., люцерны *Medicago romanica* Prod. и многих других; 2) начиная с образования отделительного слоя ткани в основании генеративной части монокарпического побега, как у эфемероидов и гемиэфемероидов *Tulipa patens* J. Agardh. ex Schult., *T. biflora* Pall., *Ferula caspica*, *Scorzonera stricta* Hornem. и других видов, а также у всех видов жизненной формы «перекати-поле» и некоторых других растений.

Закономерности отмирания подземных органов изучены еще очень слабо. Главная помеха — отсутствие методики, позволяющей достоверно различать живые и мертвые корни.

Прямое отношение к биологической продуктивности имеет учет продуктивности пыльцы и семян. Если продуктивность плодов и семян у различных видов растений изучается уже давно и накоплен значительный материал, то продуктивность пыльцы почти совершенно не выявлена.

Изменение фенотипического состава эдификаторов тонковатополынно-типчаково-ковылкового сообщества (в %); Центральный Казахстан

Номер площадки	Вид	Число взрослых особей	Годы наблюдений и фенотипы							
			1958		1959		1960		1961	
			вег.	ген.	вег.	ген.	вег.	ген.	вег.	ген.
1	*Stipa lessingiana*	9—10	—	100	100	—	100	—	90	10
	Festuca sulcata	12—13	—	100	—	100	60	40	15	85
	Artemisia gracilescens	13	15	85	70	30	100	—	100	—
2	*Stipa lessingiana*	7—10	—	100	100	—	100	—	100	—
	Festuca sulcata	12—11	25	75	—	100	75	25	27	73
	Artemisia gracilescens	4—3	50	50	60	40	100	—	100	—
3	*Stipa lessingiana*	9—8	10	90	100	—	50	50	100	—
	Festuca sulcata	6—7	50	50	14	86	14	86	14	86
	Artemisia gracilescens	5	20	80	80	20	100	—	100	—

Примечание. вег. — вегетативные особи; ген. — генеративные особи.

Следует обратить особое внимание на изучение разногодичных колебаний биологической продуктивности. В степных сообществах в разные годы (сухой и влажный) колебания показателей могут быть очень большими.

Таким образом, для разработки наиболее объективной методики учета биологической продуктивности необходимо знание закономерностей побего- и корнеобразования растений в онтогенезе. Без этого невозможно уточнить само понятие «биологическая продуктивность» и все другие связанные с ним понятия, а также подойти к определению биологической (полной) продуктивности отдельных растений за определенный период времени. Только знание основных биолого-морфологических особенностей позволит выявить группы растений, для каждой из которых может быть разработана своя методика учета биологической продуктивности. Кроме того, как неоднократно отмечал Е. М. Лавренко, знание морфологии и биологии растений, особенно побегообразования и корнеобразования, важно и в практическом отношении. Срезая травостой, мы должны знать, что мы отчуждаем.

Литература

Белостоков Г. П. (1962). Ритм сезонного развития растений полупустыни. Бюлл. МОИП, отд. биолог., XVII, 6. — Беспалова З. Г., И. В. Борисова, Т. А. Попова. (1966). Степная зона. В кн.: Методика фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. — Борисова И. В. (1965). Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана. Тр. БИНа, сер. III, Геоботаника, 17. — Голубев В. Н. (1963). К методике определения абсолютной продуктивности надземной части травяного покрова луговой степи. Бот. журн., 9. — Дружинина Н. П. (1963). О достоверности повидового учета продуктивности травяного покрова степных физико-географических фаций. Докл. Инст. географ. Сибири и Д. В., 3. — Казарян В. О. (1959). Физиологические основы онтогенеза растений. — Калинина А. В. (1954). Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики. — Мазинг В. В. и Х. Х. Трасс. (1965). Рецензия на кн.: Полевая геоботаника, III. Под общ. ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина (1964). Бот. журн., 10. — Понятовская В. М. (1958). Рецензия на статью: A. Troughton. The Undeground Organs of Herbage grasses. Bull., 44, Commonwealth Bureau of Pastures and Field Crops. (1957). Бот. журн., 8. — Попова Т. А. (1965). Биолого-морфологическая характеристика лилиецветных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана. Тр. БИНа, сер. III, Геоботаника, 17. — Работнов Т. А. (1960). Методы определения возраста и длительность жизни у травянистых растений. Полевая геоботаника, II. — Сочава В. Б., В. В. Липатова и А. А. Горшкова. (1962). Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. Бот. журн, 4. — Шалыт М. С. (1960). Эфемерные корни растений, их распространение и значение. Вопросы ботаники, 3.

(Получено 25 IV 1966).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

УДК 631.175/.003.3 : 633.2 : 581.55 : 581.526.53 : (574:3)

Р. В. Суховерко, З. Г. Ганецкая, В. М. Понятовская

К МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОБЩЕЙ УРОЖАЙНОСТИ НАДЗЕМНОЙ МАССЫ В ТРАВЯНИСТЫХ СООБЩЕСТВАХ ПУСТЫННЫХ СТЕПЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАЗАХСТАНА

С 1 рисунком

R. V. SUKHOVERKO, Z. G. GANETZKAYA AND V. M. PONIATOVSKAYA. ON THE METHODS OF ESTIMATION THE GENERAL YIELDING CAPACITY OF THE SUPERTERRANEAN MASS IN THE GRASSLAND COMMUNITIES OF KAZAKHSTAN

Определение продуктивности кормовых угодий на обширных территориях требует методики, которая при минимальных затратах труда и времени дала бы наиболее объективное представление о запасах растительной массы угодий. Широко применяемый у нас метод «укосных квадратов» не обоснован данными о необходимом количестве повторностей и размерах учетных площадок, достаточных для получения достоверных цифр. Проведенные нами наблюдения в сообществах Центрального Казахстана имели целью выяснение этого вопроса.

Для сравнения с укосным методом мы произвели определение урожайности на тех же участках методом «точечного урожая», распространенным среди североамериканских ботаников.

Работа была проведена в 1965 г. в юго-западной части Казахстанского мелкосопочника (подзона пустынных степей). Описание района и его растительности дано в статьях Е. И. Рачковской (1961), З. Г. Карамышевой и Е. И. Рачковской (1963).

В нашу задачу входило сравнение разных методов учета урожайности в двух плакорных степных сообществах, характерных для этого района: 1) тонковатополынно-типчаково-ковылковом (Stipa lessingiana+Festuca sulcata+Artemisia gracilescens) и 2) типчаково-тонковатополынно-тырсиковым (Stipa sareptana+Artemisia gracilescens+Festuca sulcata).

Участок тонковатополынно-типчаково-ковылковой степи расположен на пологом юго-восточном склоне мелкосопочника. Травостой довольно однородный, основной фон создают дерновины ковылка *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. Между ними более или менее равномерно разбросаны плотные дерновинки типчака *Festuca sulcata* Hack. и кустики полыни тонковатой *Artemisia gracilescens* Krasch. et Iljin. Изредка встречаются отдельные растения из группы разнотравья — *Erysimum leucanthemum* (Steph.) B. Fedtsch., *Linosyris tatarica* (Less.) C. A. Mey., *Polygonum patulum* M. B. и др. Проективное покрытие травостоем составляет 50%, покрытие основаниями — 20%.

Весовые соотношения очень хорошо иллюстрируют степень участия каждого вида в сообществе. В 1965 г. воздушно-сухой вес надземной массы трех доминирующих и содоминирующих видов составлял в среднем 87% от общего веса всех видов, слагающих данное сообщество. Если же принять вес доминирующей группы за 100%, то на долю ковылка приходилось в среднем 57.8%, типчака — 32.8% и полыни — 9.4%. Сообщество довольно однородно в пределах участка работы.

Второе изучаемое нами сообщество близко по видовому составу к первому. Основным ценозообразующим видом здесь был тырсик *Stipa sareptana* A. Beck., несколько менее обильна — полынь тонковатая, еще менее — типчак. Видовой состав разнотравья бедный, по весу на его долю приходится всего около 7% от всей массы травостоя. По строению (по характеру распределения видов в травостое) это сообщество

было менее однородно, чем предыдущее. Кусты полыни распределялись среди дерновин злаков неравномерно, образуя иногда значительные пятна. Учет сухой надземной массы показал, что в типчаково-тонковатополынно-тырсиковом сообществе доля доминантов еще больше — 93.2% от общего веса растений всех видов ассоциации. Доминанты находятся между собой в следующих весовых соотношениях: тырсик 46.0%, полынь 36.3% и типчак 17.7%.

ТАБЛИЦА 1

Общая урожайность (в г/м²), полученная методом «укосных площадок»

Ассоциация	100 повторностей по 1 м²				40 повторностей по 2.5 м²			
	M с 1 м²	m	P в %	n при $P = 10\%$	M с 2.5 м²	m	P в %	n при $P = 10\%$
Тонковатополынно-типчаково-ковылковая	61.6 62.3	±1.24 ±1.20	2.0 1.9	4 4	153.9 155.6	±2.67 ±3.62	1.7 2.3	2 3
Типчаково-тонковатополынно-тырсиковая	73.9 70.2	±1.42 ±1.50	1.9 2.1	4 5	184.8 174.4	±10.7 ±3.57	5.8 2.0	2 2

ТАБЛИЦА 2

Зависимость точности определения урожайности от расположения площадок и их величины

Ассоциация	Характер расположения площадок: из 4 однометровых площадок	Средняя урожайность (в ц/га)	Характер расположения площадок: из 3 2.5-метровых площадок	Средняя урожайность (в ц/га)
Тонковатополынно-типчаково-ковылковая	Случайное сочетание	6.3	Случайное сочетание	6.2
	В виде квадрата (2 × 2)	6.1	Прямоугольник (2.5 × 3)	6.1
	Ленточное расположение (1 × 4)	6.1	Ленточное расположение (1 × 7.5)	6.1
Типчаково-тонковатополынно-тырсиковая	Случайное сочетание	7.2	Случайное сочетание	7.5
	В виде квадрата (2 × 2)	7.3	Прямоугольник (2.5 × 3)	7.6
	Ленточное расположение (1 × 4)	7.2	Ленточное расположение (1 × 7.5)	7.3

ТАБЛИЦА 3

Урожайность степных полынно-дерновиннозлаковых сообществ, определеннап разными методами (сводная таблица)

Ассоциация	Вид	Средний вес на 1 см² площади основания (в г)	Покрытие основаниями (в %): метод «точек»	Покрытие основаниями (в %): метод «линейного трансекта»	Урожайность доминантов в ц/га: метод «точек»	Урожайность доминантов в ц/га: метод «линейного трансекта»	Общая урожайность (в ц/га / %): метод «укосных площадок»	Общая урожайность (в ц/га / %): метод «точек»	Общая урожайность (в ц/га / %): метод «линейного трансекта»
Тонковатополынно-типчаково-ковылковая	*Stipa lessingiana*	0.075	8.7	5.3	6.6	4.0	6.2 / 100.0	26.0 / 419.0	16.6 / 267.7
	Festuca sulcata	0.06	8.5	5.7	5.1	3.3			
	Artemisia gracilescens	0.48	2.1	1.4	10.9	7.1			
Типчаково-тонковатополынно-тырсиковая	*Stipa sareptana*	0.10	8.1	9.5	7.6	8.8	7.2 / 100.0	38.8 / 538.8	97.2 / 1350.0
	Festuca sulcata	0.10	6.2	5.7	6.6	5.7			
	Artemisia gracilescens	0.59	4.5	11.1	21.9	75.9			

Для определения урожайности укосным методом на обоих изучаемых участках были заложены по две пробных площади (квадраты со сторонами по 10 м). Стороны площади колышками разбивались на метры, при этом каждый 3-й метр с двух противоположных сторон квадрата делился еще пополам. Между колышками натягивался шнур. Получаемая таким образом сетка делила всю пробную площадь на 100 одно-метровых или 40 2.5-метровых площадок (см. рисунок). Травостой на каждой площадке срезали на уровне почвы отдельно по видам. Полученные образцы высушивались до воздушно-сухого состояния и взвешивались. Такая техника срезания давала возможность при камеральной обработке сгруппировывать образцы с площадок различной величины, формы и различно размещенных по участку.

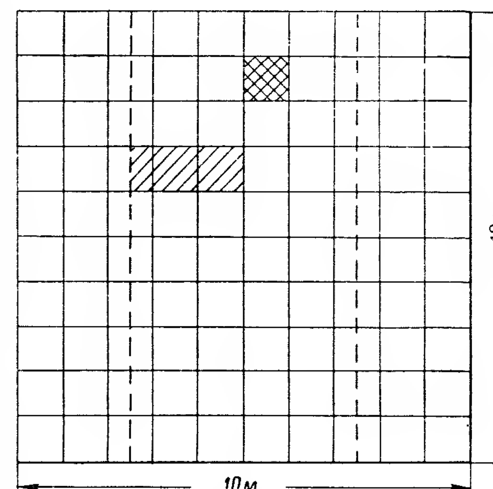


Схема разбивки пробной площади для определения урожайности укосным методом (подробнее в тексте).

В результате учета растительной массы при сплошном срезании с двух площадей по 100 м² мы получили урожайность для тонковатополынно-типчаково-ковылкового сообщества в среднем равную 6.2 ц/га, для типчаково-тонковатополынно-тырсикового — 7.2. Мы считаем эти цифры контрольными, когда сравниваем результаты, полученные при использовании разных вариантов метода «точечного урожая», так как эти цифры представляют реально существующую на данном участке массу травостоя.

В камеральный период была проведена статистическая обработка урожайности 100 отдельно срезанных метровок. В результате было установлено, что для получения достоверных данных при P[1] = ±10% достаточно 4—5 однометровых или 2—3 2.5-метровых площадок (табл. 1). Мы брали в 10—30-кратной повторности 4 метровки методом случайных чисел, 4 метровки вместе — в виде квадрата 2×2 м и в виде ленты 1×4 м. Результаты получились соответственно: для тонковатополынно-типчаково-ковылкового сообщества — 6.3, 6.1 и 6.1; для типчаково-тонковатополынно-тырсикового — 7.2, 7.3 и 7.2. Подобные же результаты получились и на 2.5-метровых площадках (табл. 2). Таким образом, характер расположения площадок не имеет существенного значения. При этом необходимо подчеркнуть, что указанные числа повторностей нами могут быть рекомендованы только для определения общей урожайности степных дерновиннозлаковых сообществ. Для определения соотношений между видами необходимое количество площадок увеличивается в зависимости от характера распространения вида в сообществе, степени его участия.

Результаты, полученные методом «укосных квадратов» и принятые нами за контроль, сравнивались с результатами, полученными методом «точечного урожая» (Браун, 1957; Калинина, 1963). Для вычисления урожайности обследуемого участка последним методом необходимо знать: 1) покрытие основаниями растений каждого доминирующего вида (или, как его еще называют, «истинное покрытие») и 2) средний воздушно-сухой вес надземной массы этого вида (в граммах), приходящийся на единицу площади его основания (1 см²).

[1] P — относительная ошибка, вычисляющаяся по формуле $\frac{m \cdot 100}{M}$% и определяющая степень точности данных.

Покрытие основаниями определяют «точечным методом» (Clarke, J. A. Campbell, J. B. Campbell, 1942) или методом «линейного пересечения» (Hormay, 1949, — цит. по: Браун, 1957).

Средний вес на единицу основания (второй компонент, необходимый для определения урожайности методом «точечного урожая» при использовании вышеуказанного метода) устанавливается посредством срезания, высушивания и взвешивания большого числа полностью развитых растений (для североамериканских прерий считается достаточным 30 экз.) с одновременным измерением площади основания каждого из них.

Проведенные нами определения урожайности этим методом в степных группировках Казахстана в 1962 г. дали завышенные цифры по сравнению с методом «укосных площадок». Поэтому мы решили несколько видоизменить способ определения среднего веса на единицу площади основания. Вместо 30 полностью развитых растений мы взяли 100 особей любых размеров. Чтобы избежать субъективности при выборе растений, мы воспользовались одним из вариантов «метода расстояний» (описание метода см. в статье В. М. Понятовской, 1964 : 245). От каждой из 25 точек линейного трансекта (через 1 м) было взято по 4 ближайших растения. По данным для этих 100 растений и был вычислен средний вес каждого из доминантов на единицу площади его основания.

За площадь основания полукустарничка — полыни тонковатой — мы принимали площадь, полученную в результате сжимания всех одревесневших побегов и веточек. Обмер полученного таким образом «основания» дает весьма расплывчатые цифры, зависящие от силы, с которой сжимаются веточки. Вероятно, это является причиной того, что урожайность полыни по данным для разных площадок оказалась наиболее разнородной. В дальнейшем необходимо специально выяснить, что понимать под «покрытием основаниями» у полукустарничков. Мы этим вопросом не имели возможности заниматься.

При дальнейших вычислениях урожайности средний вес — один из компонентов расчета — является общим для обоих вариантов метода. Различия в данных при использовании разных вариантов метода обусловлены разными величинами, характеризующими процент покрытия основаниями. В тонковатополынно-типчаково-ковылковом сообществе, более однородном по своей структуре, метод точек дал для всех доминантов более высокие величины покрытия основаниями, а следовательно и урожайности по сравнению с методом линейного трансекта. В типчаково-тонковатополынно-тырсиковом, более разнородном сообществе, таких различий не наблюдалось.

В целом же метод «точечного урожая» (оба его варианта) по сравнению с методом «укосных площадок» дал завышенные показатели урожайности. Если урожайность, полученную укосным методом, принять за 100% (контроль), то в первом сообществе при работе методом «точечного урожая» урожайность составляет 268—419%, а во втором еще больше — 539—1350% (табл. 3).

О причинах этого расхождения мы пока ничего не можем сказать с уверенностью, нужна еще большая работа по уточнению и проверке этого метода и его применимости в наших условиях.

Изложенное позволяет сделать следующие выводы.

Определение общей урожайности полынно-дерновиннозлаковых бедноразнотравных степных сообществ вполне возможно проводить методом «укосных квадратов». При определении общей урожайности с точностью (P) до 10% оказалось достаточным срезание травостоя с 4—5 однометровых площадок или 2—3 2.5-метровых площадок.

Метод «точечного урожая» в наших условиях дал сильно завышенные показатели урожайности и поэтому для определения общей урожайности сейчас нами рекомендован быть не может.

Литература

Браун Д. (1957). Методы исследования и учета растительности. — Калинина А. В. (1963). О методах изучения влияния выпаса в канадских смешанных прериях. Бот. журн., 8. — Карамышева З. Г. и Е. И. Рачковская. (1963). Некоторые закономерности в распределении растительности западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Бот. журн., 10. — Понятовская В. М. (1964). Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах. Полевая геоботаника, III. — Рачковская Е. И. (1961). Характеристика природных условий и растительности пустынно-степного стационара. Матер. Казахст. конф. по пробл. «Биологич. комплексы районов нового освоения, их рациональн. использ. и обогащ.». — Clarke S. E., J. A. Campbell a. J. B. Campbell. (1942). Methods employed in a study of the vegetation and in determination of carrying capacity. Bull. Canada Depart. Agricult. : 16—21.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 21 II 1966).

СООБЩЕНИЯ

УДК 57 : 582.341.2

Н. Г. Солоневич

К БИОЛОГИИ СФАГНОВЫХ МХОВ

С 3 рисунками

N. G. SOLONEVICH. A CONTRIBUTION TO THE BIOLOGY OF PEAT MOSSES

Важное значение мхов в структуре многих растительных сообществ и в жизни высших сосудистых растений требует углубленного изучения их экологических и биологических свойств. Весьма настойчиво привлекает внимание исследователей к этому вопросу Б. А. Тихомиров (1952, 1955 и др.). Особенное значение придается им изучению жизненных форм среди мхов и выяснению их роли в структуре, становлении и динамике растительных сообществ Крайнего Севера.

Сфагновые мхи — своеобразная жизненная форма, широко распространенная в областях с умеренно холодным и холодным климатом, преимущественно в Северном полушарии. Их расселение связано с периодически или постоянно избыточно увлажненными территориями. Особенно мощные сфагновые ковры развиты на олиготрофных и мезотрофных болотах лесной зоны, площади которых нередко достигают сотен квадратных километров. Очень широко распространены сфагновые мхи и в зоне лесотундры, и только в высоких широтах Арктики встречаемость их резко снижается. По Л. И. Савич-Любицкой (1952), большая часть видов сфагнума в пределах 70—72° с. ш. достигает северной границы своего распространения.

Возможность широкого расселения сфагновых мхов, растений с очень пластичной организацией, несомненно тесно связана с их экологическими и биологическими свойствами. Сфагновые мхи — влаголюбивые и светолюбивые растения, относящиеся к экологическим типам гидро- и гигрофитов (Савич-Любицкая, 1936). А. П. Шенников (1950) относит их к оксилофитам — растениям, обитающим преимущественно на кислых почвах. Хорошо известно, что сфагновые мхи, распространенные в пределах Советского Союза, различаются по своей экологии. Разные виды приспособлены к обитанию в условиях различного увлажнения (от умеренного до очень сильного, вплоть до заселения небольших водоемов), освещения, при разном содержании в водных растворах питательных веществ, при различной реакции среды (pH от 2.5 до 6.7, редко несколько выше) (Кац, 1941). Варминг (1902) причисляет сфагновые мхи к сухопутным растениям, обладающим способностью улавливать воду из атмосферы. По Раункиеру (Raunkiaer, 1934), мхи относятся к группе хамефитов, растений, побеги которых не отмирают в неблагоприятное время года.

Наиболее важными биологическими свойствами сфагновых мхов являются: рост плотносомкнутыми коврами, в которых создается система обильных капилляров; неограниченный верхушечный рост стеблей при постепенном отмирании их снизу; наличие специальной водоносной ткани (гиалодермис, гиалиновые клетки), которая обусловливает их огромную влагоемкость и водоудерживающую способность; формирование правильно пучковатоветвистых стеблей, на которых отстоящие ветви способствуют тесному смыканию стеблей в дернине, а свисающие — всасыванию воды (заменяют ризоиды); сильно развитое вегетативное (бесполое) размножение (Савич-Любицкая, 1936, 1952; Абрамова, Савич-Любицкая, Смирнова, 1961, и др.).

В основе роста стеблей сфагнума плотносомкнутым ковром лежит способность их протонемы к образованию нескольких почек. При удалении верхушечной части главного побега покоящиеся почки развиваются в новые побеги главным образом в верхней части стеблей (Абрамова, Савич-Любицкая, Смирнова, 1961).

Наблюдения над сфагновыми мхами проводились нами на одном из болот и в сильно заболоченном еловом редколесье в Приусинской лесотундре на северо-востоке

Результаты учета жизненности сфагновых мхов через год после перевязки их стеблей

Вид	Учтено стеблей сфагнума			Из числа перевязанных стеблей сфагнума					Годичный линейный прирост перевязанных стеблей сфагнума (мм)			Количество учтенных стеблей сфагнума с пазушными побегами	Пазушные побеги					Глубина формирования пазушных побегов (в сантиметрах от поверхности мохового покрова)
	перевязанных	без перевязки	всего	погибли полностью	погибла верхняя часть стебля с головкой	продолжали моноподиальное нарастание: без образования пазушных побегов	продолжали моноподиальное нарастание: с образованием пазушных побегов	всего	минимальный	максимальный	средний		общее количество на учтенных стеблях	на одном стебле сфагнума	длина (мм): минимальная	длина (мм): максимальная	длина (мм): средняя	
1-я ассоциация																		
Sphagnum angustifolium C. Jens.	24	6	30	7	10	5	2	24	5	20	10	18	28	1—2 (4)	2	25	9.4	0.3—2.6
Sph. girgensohnii Russ.	36	17	53	7	16	10	3	36	5	17	11.5	36	55	1—3 (6)	2	30	12.3	0.3—4.6
Sph. robustum Röll	25	11	36	10	16	1	2	25	5	20	10	25	39	1—2 (3)	5	25	13.9	0.3—5.0
Всего	85	34	119	24	38	16	7	85	—	—	—	79	122	—	—	—	—	—
В %	71.4	28.6	100.0	28.3	44.7	18.8	8.2	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2-я ассоциация																		
Sph. lindbergii Schimp.	35	29	64	0	9	15	11	35	7	40	24	49	91	1—3 (5)	2	55	13.9	1.5—10.0
Sph. apiculatum H. Lindb.	25	16	41	0	8	12	5	25	5	50	31	28	43	1—3 (5)	3	40	15.8	1.0—5.0
Всего	60	45	105	—	17	27	16	60	—	—	—	77	134	—	—	—	—	—
В %	57.2	42.8	100.0	—	28.3	45.0	26.7	100.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. 1-я асс. Betula nana—Ericaceae + Rubus chamaemorus—Sph. angustifolium + Sph. robustum (краевая часть болота); 2-я асс. — Carex rotundata + + Eriophorum russeolum — Sph. lindbergii + Sph. apiculatum (центральная часть болота).

Коми АССР (Сивомаскинский лесотундровый стационар Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР). Изучался флористический состав моховых синузий в условиях различного увлажнения, определялось количественное соотношение в них особей разных видов, делались перевязки стеблей сфагнума (маркировка) красной ниткой для определения скорости их линейного прироста, изучалась структура верхней части сфагновой дернины и т. п. В данном сообщении излагаются результаты наблюдений, касающиеся лишь реакции сфагновых мхов на незначительные нарушения естественной сомкнутости дернины, вызываемые перевязкой их стеблей на глубине 2 см от поверхности.

Через год после перевязывания частичный учет состояния перевязанных стеблей сфагнума был произведен в сообществах только двух ассоциаций: 1) Betula nana—Ericaceae+Rubus chamaemorus—Sphagnum angustifolium+Sph. robustum (краевая часть болота) и 2) Carex rotundata+Eriophorum russeolum—Sph. lindbergii+Sph. apiculatum (центральная часть болота). Полный учет линейного прироста сфагновых мхов в этих и других сообществах был произведен через 2 года.[1]

При проведении частичного учета с площадок бралась только часть дернины с перевязанными стеблями сфагнума, которая затем разбиралась стебелек за стебельком. При этом описывали и зарисовывали внешний облик не только перевязанных стеблей, но и соседних с ними — не перевязанных, имевших следы новреждений. Таким образом, в первом из указанных выше сообществе было исследовано 119 особей сфагнума, из них с перевязкой 85 особей, во втором — соответственно 105 и 60.

Результаты наблюдений над состоянием сфагновых мхов приведены в таблице.

Перевязывание стеблей сфагнума производилось с большой осторожностью. И все же оно оказалось довольно грубым вмешательством в естественый ход их роста. Нарушение естественной сомкнутости сфагвовой дернины повлекло за собой отмирание верхушек у значительного числа особей. Большей частью отмирает часть стебля выше перевязки или также несколько ниже нее. Особенно отчетливо неблагоприятное влияние перевязок на жизненность сфагновых мхов сказалось в кустарниково-морошково-сфагновом сообществе с *Carex globularis*. Здесь из 85 перевязанных стеблей сфагнума полностью погибли 24 (28.6%), у 38 особей (44.7%) отмерла верхняя часть, но у перевязки или несколько ниже ее началось образование новых побегов, и только у 23 особей (27.0%) продолжалось моноподиальное нарастание. У большей части перевязанных особей, сохранивших жизнь, имелись следы повреждений, причиненных перевязкой, над которой стебель был почти всегда голым из-за опада ветвей (рис. 1 и 2). Более стойкими оказались *Sph. lindbergii* Schimp. и *Sph. apiculatum* H. Lindb. (см. таблицу).

[1] Результаты изучения линейного прироста сфагновых мхов на болотах и в заболоченных редколесьях Приусинской лесотундры будут изложены в другой статье.

Из 60 перевязанных стеблей этих видов сфагнума только у 17 (28%) отмерла верхняя часть, у остальных же продолжался моноподиальный рост. Образование новых побегов началось как у стеблей с отмершей верхней частью, так и у некоторого числа особей, продолжавших моноподиальное нарастание (см. таблицу). Следы повреждений в виде опада ветвей над местом перевязки наблюдались у большого числа особей и этих видов.

Поврежденные при перевязывании и отмершие верхние части стеблей сфагнума теряют тургор, головка и большая часть ветвей опадают, стебель с оставшимися на нем ветвями обесцвечивается, поникает и несколько ослизняется. Головка особенно легко обламывается у сфагнов, обитающих в условиях умеренно избыточного увлажнения, что, по-видимому, связано с незначительной прочностью их стеблей и небольшими размерами самих растеньиц.

Ниже 3—5 см от места перевязки стебли сфагнума с отмершими верхушками сохраняют свое обычное состояние: стебли с пучками отстоящих и свисающих ветвей имеют нормальный тургор и сохраняют вертикальное или близкое к нему положение в дернине. Лишь на некоторой глубине, различной в зависимости от вида сфагнума и условий его обитания, происходит распад стеблей на отдельные части, опад ветвей и листьев, уплотнение разрушающихся остатков. Вследствие этих изменений в структуре сфагновой дернины связность ее на некоторой глубине резко уменьшается и в какой-то мере сохраняется лишь за счет подземных частей цветковых растений, которые пронизывают сфагновый покров в разных направлениях. Разрушение нижней отмершей части сфагновых мхов отчетливо выражено уже на глубине 10—15 см при умеренно избыточном увлажнении. У сфагнов же, обитающих на сильно обводненных участках, длина стеблей, сохраняющих целостность, достигает 30—40 (50) см.

Повреждения сфагновых мхов, вызванные перевязыванием их стеблей и нарушением естественной сомкнутости самой верхней части сфагнового покрова, повлекли за собой образование большого количества новых побегов. Большая часть их сформировалась из почек в пазухах ветвей несколько выше или ниже места перевязки стебля или, при сохранении старой головки, сбоку от нее. Не редкими были случаи образования новых пазушных побегов на ниже расположенной части стеблей: до 5 см от поверхности мохового покрова у *Sph. apiculatum* и *Sph. robustum* и до 10 см у *Sph. lindbergii*. Изредка наблюдалось развитие новых побегов на средней части отстоящих ветвей. Как видно из таблицы, количество пазушных побегов, образовавшихся после перевязки на одном стебле сфагнума в течение года, варьирует от 1 до 3 (4—6); длина побегов колеблется от 2 до 25 мм у *Sph. angustifolium* и *Sph. robustum* и от 2 до 40—55 мм у *Sph. lindbergii* и *Sph. spiculatum*.

Бо́льшая часть пазушных побегов имеет очень тонкие стебли с головками небольших размеров, особенно в тех случаях, когда на одном материнском стебле их разви-

вается несколько. У более крупных сфагновых мхов и вновь формирующиеся побеги значительно крупнее.

Общей чертой, свойственной молодым побегам разных видов сфагнума, обитающих в различных экологических условиях, является их цвет. Независимо от того, в какой цвет окрашены верхушки материнских особей (красноватый, желтоватый, темно-зеленый, оливковый и др.), вновь сформировавшиеся побеги всегда были ярко-светло-зелеными.

В ряде случаев образование пазушных побегов на обесцвеченной части материнского стебля сопровождалось позеленением нескольких ветвей на этой части стебля

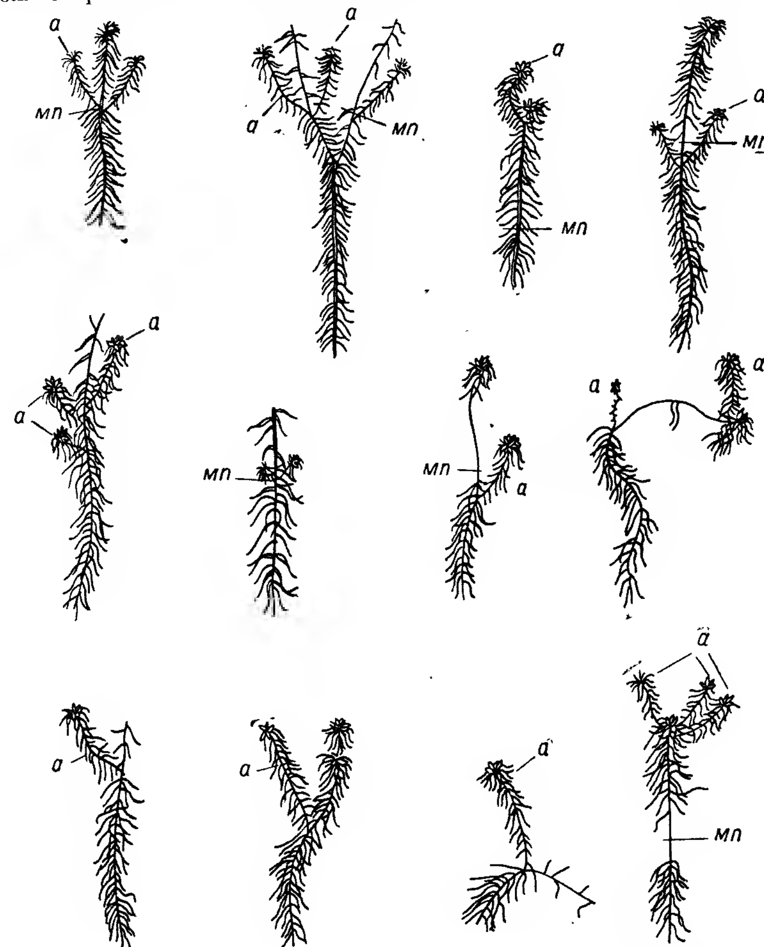


Рис. 1. Деформация стеблей сфагнума (*Sphagnum robustum*, *Sph. angustifolium*) и образование на них новых побегов (*а*) через год после перевязок.

МП — место перевязок.

(рис. 3). У многих особей разных видов сфагнума в старых головках или пучках ветвей формировались новые ветви, выделявшиеся своим светло-зеленым цветом.

Как показали проведенные наблюдения, при повреждениях верхушки стебля новые побеги у сфагновых мхов формируются не только в верхней части стебля, имеющей зеленую (или иную, маскирующую зеленый цвет) окраску, но и на его обесцвеченной части. Поэтому предположение, что живой частью мхов является только их верхняя зеленая часть (Ремезов, Родин, Базилевич, 1963), для сфагновых мхов нельзя считать правильным. У сфагнов исчезновение зеленой окраски стебля и листьев часто, но не всегда, и лишь приблизительно обозначает границу между участками стебля, относящимися к приростам текущего и предшествующего года (Бегак, 1927). У обесцвеченной части сфагновых стеблей, сохраняющих целостность, нет видимых различий между участками живым и отмершим. Явные признаки начавшегося разрушения (потеря тургора, деформация) нижней части отмершего участка стебля наблюдаются у разных видов сфагнума на разной глубине от поверхности.

Тесное смыкание стеблей сфагнума в дернине имеет несомненно большое приспособительное значение. В ней создается густая система капилляров (Романов, 1949) и, следовательно, обеспечивается высокое стояние каймы капиллярных вод, питающих

мхи и сообитающие с ними цветковые растения. Отмирание части особей сфагнума в дернине при нарушении естественной сомкнутости связано отчасти с чисто механическим повреждением их нежных, непрочных стеблей, но в значительной мере, по-видимому, и с нарушением нормального хода обмена веществ. В кустарниково-морошково-сфагновом сообществе, где подача воды к поверхности повышений микрорельефа затруднена (особенно в сухие годы), нарушение естественной сомкнутости сфагнового покрова влечет за собой отмирание большого числа особей.



Рис. 2. Деформация стеблей сфагнума (*Sphagnum lindbergii*, *Sph. apiculatum*) и образование на них новых побегов (*а*) через год после перевязок.

МП — место перевязок.

Восстановление нормальной сомкнутости и структуры сфагнового ковра происходит наиболее быстро при сильном увлажнении. Так, в осоково-пушицевосфагновом (*Sph. lindbergii*, *Sph. apiculatum*) сообществе уже через год площадки с нарушенной сомкнутостью ничем не отличались от участков с нетронутым сфагновым покровом. Этот процесс восстановления нормального строения дернины после всякого рода случайных повреждений самым тесным образом связан с хорошо выраженной у сфагновых мхов способностью к интенсивному вегетативному возобновлению.

Выводы

1. Моноподиальное нарастание сфагновых мхов при нарушении естественной сомкнутости сфагнового покрова у многих особей прекращается вследствие гибели верхней части стебля или его полного отмирания. Это явление связано, по-видимому, не

только с чисто механическим повреждением стеблей сфагнума, а также и с нарушением процессов их питания и водоснабжения.

2. Сфагновые мхи реагируют на нарушения их естественной сомкнутости образованием большого количества новых побегов. Последние формируются из спящих почек в пазухах ветвей материнских особей преимущественно в их верхней зеленой (или

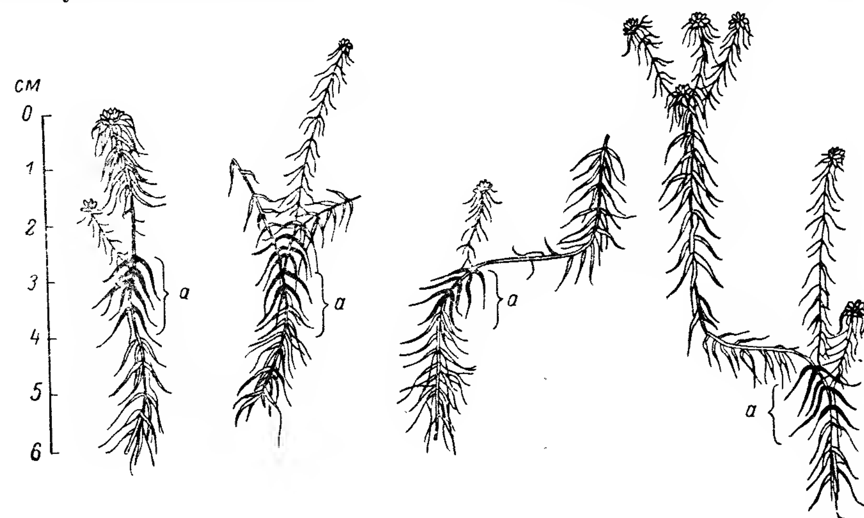


Рис. 3. Ярко выраженное позеленение ветвей (*а*) на части материнского стебля в месте формирования пазушных побегов у *Sphagnum lindbergii*.

иного цвета) части, но нередко и несколько глубже, на обесцвеченной части стебля. Чем длиннее окрашенная верхняя часть стебля, тем дальше от головки возможно образование новых побегов.

3. Образованием новых побегов восполняется нормальная численность особей сфагнума, свойственная дернинам с преобладанием того или иного вида сфагнума. Вместе с этим в относительно короткий срок восстанавливаются естественная сомкнутость нарушенной дернины и процессы водообмена, обусловливающие нормальное развитие наиболее интенсивно растущей части сфагнового покрова.

Литература

Абрамова А. Л., Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова. (1961). Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. — Бегак Д. А. (1927). О приросте торфяников. Торф. дело, 11—12. — Бегак Д. А. (1928). Прирост торфяника Галицкий мох. Тр. н.-и. торф. инст., 1. — Варминг Е. (1902). Распределение растений в зависимости от внешних условий. — Кац Н. Я. (1941). Болота и торфяники. — Ремезов Н. П., Л. Е. Родин, Н. И. Базилевич. (1963). Методические указания к изучению биологического круговорота зольных веществ и азота наземных растительных сообществ в основных природных зонах умеренного пояса. Бот. журн., 6. — Романов В. В. (1949). Водные свойства сфагнового очеса. Тр. Гос. гидролог. инст., 13 (67). — Савич-Любицкая Л. И. (1936). Сфагновые (торфяные) мхи европейской части СССР. — Савич-Любицкая Л. И. (1952). Сфагновые (торфяные) мхи. Флора споровых растений СССР, 1. — Тихомиров Б. А. (1952). Значение мохового покрова в жизни сосудистых растений Крайнего Севера. Бот. журн., 5. — Тихомиров Б. А. (1955). Современное состояние растительного покрова Крайнего Севера СССР и очередные проблемы его изучения. Бот. журн., 4. — Шенников А. П. (1950). Экология растений. — Raunkiaer C. (1932). The life form of plants and statistical plant geography.

(Получено 22 IV 1966).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

УДК 546.47/577.16 : 581.134

В. Н. Давыдова

О ВЗАИМОСВЯЗИ ЦИНКА И ВИТАМИНОВ В ОБМЕНЕ ВЕЩЕСТВ У РАСТЕНИЙ

V. N. DAVYDOVA. ON THE INTERRELATIONS OF ZINC AND THE VITAMINS IN THE METABOLISM OF PLANTS

Витамины, так же как и микроэлементы, являясь составной частью ряда ферментов, участвуют в ключевых биохимических реакциях. Дополнительное введение в растение витаминов в определенных условиях ведет к усилению некоторых физиологических процессов и стимуляции роста.

Известны коррелятивные отношения между содержанием витаминов в растениях и обеспеченностью их микроэлементами, а также данные о сходном действии витаминов и микроэлементов в обмене веществ. Подтверждением взгляда о взаимосвязи цинка и витаминов B_1 и B_6 в жизнедеятельности растений являются полученные нами данные о частичном устранении цинковой недостаточности у томатов при внесении этих витаминов в питательный раствор, не содержащий цинка (Школьник и Давыдова, 1962); об этом же свидетельствует усиление белкового синтеза в тканях растений, не обеспеченных цинком, под влиянием указанных витаминов (Школьник и Давыдова, 1965). Можно было предполагать, что благоприятное действие витаминов при недостатке цинка связано с уменьшением их образования в этих условиях. Кроме того, учитывая роль этих витаминов в различных звеньях азотного обмена, представляется вероятным, что их положительное влияние в условиях цинковой недостаточности обусловливается участием в метаболизме азотистых веществ, который нарушается при недостатке цинка.

Для выяснения этих вопросов нами изучалось влияние цинка на содержание тиамина и пиридоксина, а также исследовалось действие цинка и указанных витаминов на количество нитратов и активность нитратредуктазы у томатов. В связи с непосредственной ролью флавинов в процессах восстановления нитратов изучалось также влияние цинка на содержание рибофлавина.

Методика работы

Опыты мы проводили в водных культурах в вегетационном домике Лаборатории микроэлементов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Объектом исследования служили томаты сортов 'Урожайные' и 'Грибовские грунтовые'. Растения выращивались в сосудах из пирекса на питательном растворе Арнова. Микроэлементы вносили в следующих количествах (мг/л): Fe — 0.5; B — 0.5; Mn — 0.5; Zn — 0.05; Cu — 0.02; Mo — 0.01. Растворы мы готовили из химически чистых солей, на бидистиллированной воде. Примеси цинка из раствора солей удаляли дитизоном. После такой очистки раствор содержал не больше 1_{γ} цинка в литре. Опыт ставился в трех вариантах: 1) полная питательная смесь с необходимыми микроэлементами (+Zn), 2) то же, без внесения цинка (—Zn), 3) то же, без внесения цинка, но с добавлением тиамина и пиридоксина ($-Zn+B_1+B_6$). Витамины мы начинали давать растениям незадолго до появления у них симптомов недостатка цинка и затем вносили в питательный раствор регулярно через день в течение всего опыта по 25—100 мг/л. Анализы проводили в тот период, когда внешние признаки недостатка цинка у опытных растений только начинали проявляться, но еще не наблюдалось сильного угнетения роста, которое могло привести к вторичным физиологическим изменениям.

1. Влияние цинка на содержание тиамина, пиридоксина и рибофлавина

Сведения о действии цинка на содержание витаминов группы B очень ограничены; они исчерпываются отдельными работами (Lyon и др., 1943; Hamner, 1945; Кустова, 1959; Naik a. Das, 1964), из которых только некоторые (Lyon и др., 1943; Naik a. Das, 1964) проводились в условиях цинковой недостаточности.

В нашей работе тиамин и рибофлавин определялись флюорометрически, а пиридоксин — микробиологическим методом. Анализы проводились в трехкратной повторности.

Определения пиридоксина и тиамина были проведены у 28-дневных растений. В этом опыте цинк исключался из питательного раствора опытных растений через 14 дней после посадки. Получавшие витамины растения дважды подкармливались пиридоксином и тиамином по 25 мг/л. Результаты приведены в табл. 1.

Данные табл. 1 свидетельствуют о том, что в начальный период цинковой недостаточности у томатов достоверной разницы в содержании тиамина у контрольных и опытных растений не наблюдается. Что же касается пиридоксина, то его содержание в корнях цинкдефицитных растений было несколько снижено. Листья и стебли этих растений содержали пиридоксина больше, чем соответствующие органы контрольных растений.

ТАБЛИЦА 1

Содержание тиамина и пиридоксина в томатах в зависимости от внесения цинка или витаминов B_1 и B_6 в питательный раствор

Варианты	Листья					Стебель					Корень				
	B_1		B_6		сухой вес (в %)	B_1		B_6		сухой вес (в %)	B_1		B_6		сухой вес (в %)
	γ	%	γ	%		γ	%	γ	%		γ	%	γ	%	
+Zn	3.60	100	1.32	100	100	2.10	100	0.84	100	100	1.14	100	0.81	100	100
−Zn	3.72	103	1.77	134	98	1.94	95	0.93	110	103	1.16	101	0.59	73	100
$-Zn+(B_1+B_6)$	12.50	347	3.62	274	104	5.41	257	1.65	196	94	3.61	316	1.00	123	100

Известно, что пиридоксин образуется главным образом в листьях и оттекает из них к корням. Повышенное содержание пиридоксина в надземной части и сниженное его количество в корнях цинкдефицитных растений, вероятно, свидетельствует о нарушении передвижения витамина B_6.

Содержание тиамина и пиридоксина у растений, подкормленных витаминами, было значительно выше, чем у растений, не получавших их. Наши данные об энергичном поглощении этих витаминов согласуются с литературными (Шавловский, 1954; Ратнер и Доброхотова, 1956; Овчаров, 1957).

Определение рибофлавина проведено у 16-дневных растений в другом опыте, в котором цинк исключался с момента посадки растений на питательный раствор. Определяли рибофлавин и у растений, получавших в отсутствие цинка тиамин и пиридоксин по 50 мг/л через день, с 11-го дня опыта. Данные представлены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Содержание рибофлавина в томатах в зависимости от внесения цинка или витаминов B_1 и B_6 в питательный раствор

Варианты	Листья			Корень		
	B_2		сухой вес (в %)	B_2		сухой вес (в %)
	γ	%		γ	%	
+Zn	1.25	100	100	0.29	100	100
−Zn	1.36	109	103	0.27	93	97
$-Zn+(B_1+B_6)$	1.68	134	106	0.31	107	105

Как видно из табл. 2. недостаток цинка не повлиял на содержание витамина B_2 ни в листьях, ни в корнях томатов. Витамины B_1 и B_6 незначительно увеличивали содержание рибофлавина.

Таким образом, согласно нашим данным, недостаточность цинка у томатов оказывала непосредственное влияние только на соотношение пиридоксина в корнях и надземной части. Известно, что аминокислоты образуются из органических кислот и аммиака в корнях, а уже затем поднимаются в надземную часть, где используются для синтеза белка (Курсанов и др., 1954; Курсанов, 1959). В реакциях присоединения аммиака к органическим кислотам участвуют ферменты, активной группой которых является пиридоксин. Учитывая это, можно предполагать, что недостаточное количество пиридоксина в корнях при дефиците цинка может приводить к серьезным последствиям, нарушая нормальный ход превращений азотистых соединений. Возможно, что недостаток пиридоксина в корнях является одной из причин снижения синтеза триптофана, а также фенилаланина и тирозина при недостатке цинка у высших растений, что показано в ряде работ (Tsui, 1948; Tsui a. Wu, 1960; Bertrand и др., 1961).

2. Влияние цинка и витаминов B_1 и B_6 на содержание нитратов в растениях

Данные о влиянии цинка на содержание нитратов в растениях противоречивы. В одних работах (Bean, 1942; Steinberg и др., 1955; Steinberg, 1956) отмечается увеличение количества нитратов при недостатке цинка, в других (Fujiwara, Tsutsumi, 1959; Naik a. Asana, 1961) накопления нитратов у дефицитных по цинку растений практически не наблюдалось.

Наряду с этим имеются сведения об уменьшении количества нитратов под влиянием витаминов, что является результатом их участия в процессах восстановления этих соединений (Ратнер и Доброхотова, 1956, 1958; Ратнер и Акимочкина, 1962). Об этом свидетельствуют также и другие работы (Михлин, 1936; Virtanen, Hausen, 1949; Stoy, 1956, и др.). Учитывая данные о роли витаминов и недостаточную изученность действия цинка на содержание нитратов в растениях, мы провели сравнительное исследование влияния цинка и витаминов B_1 и B_6 на количество нитратного азота у томатов. Нитраты определялись по методу Гранваль-Ляжу. Нитратный азот определялся у 14- и 16-дневных растений. Цинк мы исключали с начала опыта. Ко времени анализа у растений, лишенных цинка, еще не было ярко выраженных симптомов его недостатка. Витамины B_1 и B_6 были даны растениям на 11-й день опыта по 50 мг/л и затем давались через день. Результаты этого опыта представлены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Содержание нитратов в томатах в зависимости от внесения цинка или витаминов B_1 и B_6 в питательный раствор

Варианты	Возраст растений (в днях)	Нитратный азот					
		листья		стебли		корни	
		мг/г сырого веса	%	мг/г сырого веса	%	мг/г сырого веса	%
+Zn	14	1.61	100	2.19	100	1.83	100
−Zn	14	2.73	169	1.86	85	2.11	115
$-Zn+(B_1+B_6)$	14	1.85	115	2.11	96	2.07	113
+Zn	16	1.11	100	2.29	100	1.61	100
−Zn	16	2.03	183	2.17	95	1.86	115
$-Zn+(B_1+B_6)$	16	1.24	112	2.00	97	1.49	92

Данные табл. 3 свидетельствуют о том, что уже в начальный период цинковой недостаточности в корнях и листьях томатов нитраты накапливаются в большем количестве, чем в соответствующих органах контрольных растений. Увеличение содержания нитратов предшествует появлению внешних изменений, вызываемых недостатком цинка, таких, как хлороз, скручивание листьев и т. п. В стеблях цинкдефицитных растений такой закономерности не обнаружено. Из данных табл. 3 видно также, что витамины B_1 и B_6 уменьшают содержание нитратов при недостатке цинка, т. е. действуют в сходном с цинком направлении.

Накопление нитратов при недостатке цинка у растений может обусловливаться несколькими факторами: нарушением редукции нитратов, усилением их поглощения из среды, замедлением их использования в связи с сильным торможением процессов синтеза белка. Для того чтобы выяснить, не является ли накопление нитратов при недостатке цинка следствием нарушения процессов их восстановления, а положительное действие пиридоксина и тиамина — результатом их участия в этих процессах, необходимо было изучить активность нитратредуктазы — фермента, осуществляющего редукцию нитратов до нитритов.

3. Влияние цинка и витаминов B_1 и B_6 на активность нитратредуктазы

В отличие от таких металлов, как молибден и медь, роль которых в активировании нитратредуктазы доказана (Nicholas и др., 1953, 1954; Nicholas a. Nason, 1954, 1955; Evans a. Hall, 1955; Пейве и Жизневская, 1961; Пейве, 1964), действие цинка на ни-

тратредуктазу изучено недостаточно. По литературным данным (Nason a. Evans, 1953; Nicholas и др., 1954), при недостатке цинка увеличивается активность нитратредуктазы в свободных от клеток экстрактах *Neurospora*. Исследованиями Николаса и Нэзона (Nicholas a. Nason, 1955) показано, что этот фермент, выделенный из листьев сои и инактивированный ингибиторами, восстанавливает свою активность только под влиянием молибдена. Инкубация нитратредуктазы с цинком, так же как и с другими микроэлементами, не стимулировала активность фермента. Ивенс и Нэзон (Evans a. Nason, 1953) изучали активность нитратредуктазы в гомогенатах листьев сои при недостатке различных микроэлементов, в том числе и цинка. Но четких результатов получено не было.

Участие витаминов в процессах восстановления нитратов показано в работах, цитируемых в предыдущем разделе. Имеются данные об активации нитратредуктазы витаминами группы В в отсутствие молибдена (Ратнер и Акимочкина, 1962).

При определении активности нитратредуктазы мы пользовались методом Мульдера с сотрудниками (Mulder и др., 1959). Активность нитратредуктазы выражалась в γ NO_2 на 1 г сырого веса за 30 минут. Активность фермента измерялась, когда признаки недостатка цинка только что наметились. Анализировались 11- и 13-дневные растения июльских опытов и 14-дневные растения опыта, поставленного в августе. В последнем опыте цинкдефицитные растения заметно отставали в росте от контрольных. Витамины B_1 и B_6 мы начали вносить в период появления признаков недостатка цинка. Витамины вносили в питательный раствор в дозе 50 мг/л. Результаты определений представлены в табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

Активность нитратредуктазы в листьях и корнях томатов в зависимости от внесения цинка или витаминов B_1 и B_6 в питательный раствор

Варианты	Растения					
	11-дневные		13-дневные		14-дневные	
	листья	корни	листья	корни	листья	корни
+Zn	38.0	3.2	34.0	3.7	49.2	7.7
−Zn	37.0	3.3	31.5	3.3	47.0	9.2
$-Zn + (B_1 + B_6)$	40.0	3.3	40.0	3.6	41.5	7.4

Данные таблицы показывают, что уровень активности нитратредуктазы листьев и корней в начальный период цинковой недостаточности остается практически неизменным. Использованные витамины не оказали четкого влияния на активность фермента.

Вопрос о связи цинка с процессами усвоения нитратов требует дальнейшего изучения. Накопление нитратов при недостатке цинка еще не означает, что цинк вовлекается непосредственно в нитратредуцирующие системы. Можно допустить замедление редукции нитратов при недостатке цинка вследствие нарушений в гликолитическом и дыхательном циклах, окислительно-восстановительные реакции которых являются поставщиками энергии для восстановления нитратов. Такие нарушения показаны (Quinlan-Watson, 1951; Medina a. Nicholas, 1957). Известно также, что нитратредуктаза, реагируя непосредственно с нитратами, является конечным звеном цепи, переносящей электроны в этом цикле. Изменения в содержании нитратов могут обусловливаться изменением активности таких переносчиков энергии, как дегидразы. Имеются сведения об увеличении активности дегидраз под влиянием цинка (Боженко, 1955) и о наличии цинка в составе ряда дегидраз, содержащих ДПН и ТПН (Хох и Валли, 1962).

Возможно также, что недостаток цинка приводит к усилению поступления в клетки корня ионов NO_3 из питательного раствора. По данным Т. А. Парибок и др. (1964), при недостатке цинка усиливается поглощение микроэлементов и фосфора томатами. Авторы полагают, что при недостатке цинка увеличивается проницаемость клеточных мембран. И, наконец, можно предполагать, что утилизация нитратов при недостатке цинка тормозится вследствие сильного угнетения синтеза белка. Снижение белкового синтеза в условиях цинковой недостаточности было показано в нашей совместной с М. Я. Школьником работе (Школьник и Давыдова, 1964). Ускорение синтеза белка под влиянием тиамина и пиридоксина, установленное в этой же работе, может являться одной из причин уменьшения количества нитратов.

Выводы

1. В начальный период цинковой недостаточности у томатов, до появления признаков страдания, не наблюдается изменений в содержании тиамина и рибофлавина, содержание же пиридоксина в корнях несколько снижается.

2. Недостаток цинка у томатов сопровождается накоплением нитратов, которое наблюдается еще до появления типичных признаков цинковой недостаточности. Витамины B_1 и B_6, внесенные в питательный раствор, способствуют уменьшению содержания нитратов у не обеспеченных цинком растений.

3. Цинк не оказывает влияния на активность нитратредуктазы у томатов. Под действием витаминов B_1 и B_6 также не наблюдалось определенных изменений активности этого фермента.

Автор выражает глубокую благодарность М. Я. Школьнику за постоянное внимание к настоящей работе и ценные советы, а также Л. А. Люковой за проведение анализов на содержание пиридоксина.

Литература

Боженко В. П. (1955). Значение цинка и молибдена в питании красного клевера. Диссерт. БИН, Л. — Курсанов А. Л. (1959). Взаимосвязь физиологических процессов в растении. Тимирязевск. чтения, 20. — Курсанов А. Л., О. Ф. Туева и А. Г. Верещагин. (1954). Углеводно-фосфорный обмен и синтез аминокислот в корнях тыквы. Физиолог. раст., I, 12. — Кустова А. Х. (1959). Влияние микроэлементов на урожай и некоторые физиологические процессы хлопчатника. В сб.: Применение микроэлементов в сельском хозяйстве и медицине. — Михлин Д. М. (1936). О роли аскорбиновой кислоты (витамин С) при восстановлении нитратов в растительных тканях. Биохимия, I, 6. — Овчаров К. Е. (1957). Экспериментальный гипервитаминоз у растений. ДАН СССР, 117, 2. — Парибок Т. А., Н. В. Алексеева-Попова. (1965). Влияние цинка на поглощение и использование фосфора растениями. Физиолог. раст., 12, 4. — Парибок Т. А., Г. Н. Кузнецова и Н. В. Алексеева-Попова. (1964). Влияние недостатка цинка, меди и железа на поступление микроэлементов в растения. Агрохимия, 9. — Пейве Я. В. (1964). Микроэлементы и биохимия фиксации молекулярного азота и восстановления нитратов у растений. Агрохимия, 7. — Пейве Я. В. и Г. Я. Жизневская. (1961). Действие молибдена и меди на активность нитратредуктазы в растениях. В сб.: Микроэлементы и урожай. — Ратнер Е. И. и Т. А. Акимочкина. (1962). Роль молибдена и витаминов в усвоении растениями нитратного азота. Физиолог. раст., 9, 6. — Ратнер Е. И. и Н. И. Доброхотова. (1956). О возможной роли витаминов, продуцируемых почвенными микроорганизмами, в корневом питании растений. Физиолог. раст., 3, 2. — Ратнер Е. И. и И. Н. Доброхотова. (1958). К познанию природы влияния витаминов на синтетическую активность корней при усвоении растениями минерального азота. ДАН СССР, 122, 5. — Хох Ф. и Б. Валли. (1962). Роль цинка в обмене веществ. В сб.: Микроэлементы. — Шавловский Г. М. (1954). Участие микроорганизмов ризосферы в снабжении растений витаминами. ДАН СССР, 95. 5. — Школьник М. Я и В. Н. Давыдова. (1962). О частичном устранении цинковой недостаточности у растений с помощью витаминов B_1 и B_6. ДАН СССР, 142, 1. — Школьник М. Я. и В. Н. Давыдова. (1965). О влиянии цинка и витаминов B_1 и B_2 на включение C^{14} тирозина в белки. ДАН СССР, 161, 6. — Bean R. S. (1942). The effect of zinc on nitrogen metabolism and on certain oxidizing enzymes in leaves of the tomato plant. (цит. по: Wood J. G. (1953). Nitrogen metabolism of higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 4). — Bertrand D., A. Wolf, L. Sibberstein. (1961). Influence de l oligoelement zinc sur la synthese de quelques aminoacides dans les feuilles de Pois (*Pisum sativum*). C. r. Acad. Sci., 253, 22. — Evans H. a. N. Hall. (1955). Association of molybdenum with Nitrate Reductase from soybean leaves. Science, 122, 3176. — Evans H. a. A. Nason. (1953). Pyridine nucleotide-nitrate reductase from extracts of higher plants. Plant Physiol., 28, 2. — Fujiwara A., M Tsutsumi. (1959). Biochemical studies of microelements in green plants. III. On the composition of nitrogenous constituents of the zinc deficient barley leaves and the material exudated from them. Journ. agric. Res., 10, 3. — Hamner K. C. (1945). Minor elements and vitamin content of plants. Soil sci., 60. — Lyon C. B., K. C. Beeson a. G. H. Ellis. (1943). Effects of micronutrient deficiencies on growth and vitamin content of the tomato. Bot. Gaz., 104. — Medina A. a. D. Nicholas. (1957). Zinc-dependent hexokinase from *Neurospora crassa*. Nature, 167, 4550. — Mulder E. G., R. Boxma a. W. L. Van Veen. (1959). The effect of molybdenum and nitrogen deficiences on nitrate reduction in plant tissues. Plant a. Soil, 10. — Naik M. S. a. R. D. Asana. (1961). Effect of zinc deficiency on the synthesis of protein, mineral uptake and ribonuclease activity in the cotton plant. Ind. Journ. Plant Physiol., 4. 2. — Naik M. S. a. N. B. Das. (1964). Effect of copper and zinc deficiency on the synthesis of protein and riboflavin. Ind. Journ. Exp. Biol., 2, 1. — Nason A. a. H. Evans. (1953). Triphosphopyridine nucleotide-nitrate reductase in *Neurospora*. Journ. Biol. Chem. 202, 2. — Nicholas D. a. A. Nason. (1954). Molybdenum as a constituent of nitrate reductase. Journ. Biol. Chem., 207, 1. — Nicholas D. a. A. Nason. (1955). Role of molybdenum as a constituent of nitrate reductase from soybean leaves. Plant Physiol., 30, 2. — Nicholas D., A. Nason, W. McElroy. (1953). Effect of molybdenum deficiency on nitrate reductase in cell free extracts of *Neurospora* and *Aspergillus*. Nature, 172, 4366. — Nicholas D., A. Nason, W. McElroy. (1954). Molybdenum and nitratreductase. Effect of molybdenum deficiency on the *Neurospora* enzyme. Journ. Biol. Chem., 207, 1. — Quinlan-Watson T. A. F.

(1951). Aldolase-activity in zinc-deficient Plants. Nature, 167, 4260. — S t e i n b e r g R. (1956). Metabolism of inorganic nitrogen by plants. Inorganic nitrogen metabolism. — S t e i n b e r g R., A. S p e c h, E. R o l l e r. (1955). Effects of micronutrient deficiencies on mineral composition, nitrogenfractions, ascorbic acid and burn of tobacco grown to flowering in water culture. Plant. Physiol., 30, 2. — S t o y V. (1956). Riboflavin catalysed enzymic photo-reduction of nitrate. Biochem. Biophys. Acta, 21. — T s u i Ch. (1948). The role of zinc in auxin synthesis in the tomato plant. Amer. Journ. Bot., 35, 5. — T s u i Ch., C. M. W u. (1960). The effect of zinc on the synthesis of tryptophane from indole and serine in the tomato plant. Sci. Rec., 4, 1. — V i r t a n e n A., S. H a u s e n. (1949). Role of substances formed during germination in the growth of plants. Nature, 163.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 18 I 1966).

УДК 576.16 : 58 : 581.9 (471.43

В. И. Матвеев и Т. И. Плаксина

О НОВЫХ ВИДАХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ КУЙБЫШЕВСКОЙ ОБЛАСТИ

V. I. M A T V E Y E V A N D T. I. P L A X I N A. ON THE SPECIES OF PLANTS NEW FOR THE KUYBYSHEV REGION

Во время летней полевой практики по ботанике со студентами Куйбышевского педагогического института были найдены растения, новые для территории Куйбышевской области.

В настоящем сообщении мы приводим краткие сведения об этих флористических находках.

1. **Ranunculus lateriflorus** DC, в пределах европейской части СССР встречается в Крыму, Молдавии, на Украине и на крайнем юго-западе, в Ростовской, Волгоградской и Астраханской областях (Станков и Талиев, 1957).

Лютик бокоцветный был найден 7 июня 1965 г. на дне одного из понижений, расположенных на первой надпойменной террасе р. Волги в 5 км северо-западнее с. Рождествено (Волжский р-н Куйбышевской области).

Площадь понижения составляет около 2 га, средняя глубина около 0.5—1 м. Почва суглинистая, солонцеватая, местами избыточно увлажненная. Дно понижения заросло мелкими низкорослыми растениями, среди которых доминировали: *Glaux maritima* L., *Limosella aquatica* L., *Myosurus minimus* L., *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip., *Gnaphalium uliginosum* L., *Rorippa brachycarpa* (C. A. Mey.) Woronow, *Alisma plantago-aquatica* L., *Spergularia salina* J. et C. Presl, *Eleocharis palustris* (L.) R. Br.

Высота травостоя не превышала 15—30 см. *R. lateriflorus* в наибольшем обилии произрастал в южной, сильно увлажненной части понижения. Отдельные растения достигали в высоту 10—15 см, составляя в среднем около 5—7 см. На некоторых участках лютик бокоцветный образовывал сомкнутый покров, с проективным покрытием 80—90%. Количество особей его на таких участках в среднем составляло 130 на 1 м². Подавляющее большинство растений цвело, на многих имелись многочисленные плоды.

Интересно отметить, что при осмотре соседних понижений *R. lateriflorus* в них найден не был. Ближайшие местонахождения этого растения известны из Волгоградской области (Маевский, 1964).

2. **Tillaea vaillantii** Willd. В европейской части СССР местонахождения известны из Волгоградской, Николаевской и Астраханской областей (Станков и Талиев, 1957).

Это редкое растение было найдено в огромном количестве 18 июня 1965 г. в 2 км к северу от с. Рождествено. *T. vaillantii* была приурочена к степным понижениям с сильно уплотненной солонцеватой почвой. Отдельные экземпляры произрастали на пониженных участках пашни, занятых посевами озимой ржи. Высота растения не превышала 3—5 см, большинство особей имело незрелые плоды.

Сопутствующими видами во всех случаях являлись *spergularia salina* J. et C. Presl и *Tripleurospermum inodorum*.

Экземпляры *Ranunculus lateriflorus* и *Tillaea vaillantii* хранятся в гербариях Куйбышевского пединститута и Музея краеведения.

Нахождение этих интересных растений на территории Куйбышевской области позволяет сделать вывод о том, что их ареал простирается на север значительно дальше, чем это считали до настоящего времени.

Литература

М а е в с к и й П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — С т а н к о в С. С., В. И. Т а л и е в. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. — Ф л о р а СССР. (1937—1939). 7 (1937), 9 (1939). — Ф л о р а ю г о - в о с т о к а е в р о п е й с к о й ч а с т и С С С Р. (1930).

Куйбышевский
государственный педагогический
институт.

(Получено 11 X 1965).

УДК 576.16 : 58 : 582.998 : (47) : 581.9

В. Н. Кононов, И. Ф. Молькова, Г. А. Шабанова

О НОВОМ ДЛЯ СССР ВИДЕ ВАСИЛЬКА *CENTAUREA THIRKEI* SCHULTZ ИЗ МОЛДАВИИ

V. N. K O N O N O V, I. F. M O L J K O V A A N D G. A. S H A B A N O V A. ON *CENTAUREA THIRKEI* SCHULTZ, A SPECIES OF CORNFLOWER NEW FOR THE U.S.S.R.

Несмотря на то что территория Молдавии небольшая и во флористическом отношении изучается с давних пор, с каждым годом обнаруживаются все новые и новые растения. Эти флористические новинки представляют собой большей частью редкие растения. Многие из них в Молдавии находятся на крайнем северном и северо-восточном пределе своих ареалов. За последние 10—15 лет в Молдавии из более интересных были найдены такие растения: *Carpinus orientalis* (Гейдеман, 1954), *Digitalis lanata* (Андреев и Молькова, 1959), *Sorbus domestica*, *Trifolium striatum* (Кононов и Шаларь, 1957, 1961; Кононов, 1959).

В 1958 г. во время одной из экскурсий нами был обнаружен в Молдавии василек *Centaurea thirkei* Schultz [1] (определил С. К. Черепанов). Этот вид василька до сих пор для Советского Союза не указывался. В отечественной ботанической литературе его описание отсутствует, поэтому считаем необходимым привести здесь его краткое описание по Хаеку (Hayek, 1901).

Многолетник с коротким мясистым корневищем, несущим 3—6 удлиненных клубневидноутолщенных корней; стебель низкий, едва превышающий листья, вверху безлистный; листья серошерстисто-войлочные, прикорневые удлиненноэллиптические, выемчатоперистолопастные, стеблевые линейно-продолговатые, к основанию оттянутые и коротко низбегающие; обертка корзинки овальная, 2 см длины; листочки ее с черными вершинами придатков, придатки 1—2 мм ширины, гребенчато-реснитчатые, длинно низбегающие, реснички серебристые, широкие, вдвое длиннее низбегающего края придатка; цветки кремово-белые, с фиолетовыми пыльниками, краевые радиальные; семянки коротко опушенные, волоски опушения 1 мм длины. Высота василька из Молдавии достигает 10—20 см. Цветет он в начале мая.

Распространен *Centaurea thirkei* на сухих, покрытых злаками холмах в восточной Болгарии и Трансильвании, в северо-западной части Малой Азии, в восточной Фракии, в Добрудже.

В Молдавии он встречается в окрестностях с. Селеметь Чимишлийского района, приуроченных к южным окончаниям Бессарабской возвышенности (гырнецы).

Несмотря на то что Бессарабская возвышенность невелика по площади, ее флористическая неоднородность выступает довольно четко. Это проявляется в том, что сам тип лесостепи южных отрогов возвышенности отличается от лесостепи севера. В северной лесостепи участки леса образованы *Quercus robur* с примесью *Betula pendula* в самых северных районах, между которыми развиты луговые степи. В лесостепи юга Бессарабской возвышенности распространен *Quercus pubescens*. Кроме того, в северной части Бессарабской возвышенности имеется ряд бореальных видов (*Anthoxanthum odoratum*, *Caltha palustris*, *Hepatica nobilis*, *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*, *Veratrum nigrum*, *Agrostis canina*), отсутствующих южнее. И, наоборот, многие южные виды не заходят в северные районы Молдавии. В их числе, кроме василька, можно отметить *Digitalis lanata*, *Carpinus orientalis*, *Cotinus coggygrya*, *Sorbus domestica*, *Pyrus elaeagrifolia*, *Coronaria coriacea*, *Galanthus plicatus*, *Chrysopogon gryllus*, *Allium dioscoridis*, *Carex cuspidata*, *C. caryophyllea*, *Iris variegata*, *Potentilla micrantha* и некоторые другие.

Южная часть Бессарабской возвышенности представляет собой такой тип лесостепи, где степная растительность преобладает над лесами. Большая часть открытых пространств распахана, целинная степная растительность сохранилась лишь в виде многочисленных полян среди дубовых лесов в основном из *Quercus pubescens*, хотя нередки куртины из *Q. robur*.

[1] Экземпляры этого вида василька хранятся в гербариях Кишиневского университета и Ботанического института Академии наук СССР (в Ленинграде).

Ниже приводим краткое описание растительного покрова, среди которого встречается василек.

Centaurea thirkei растет на одной из многочисленных полян среди дуба пушистого; полнота леса 0.3—0.4 (0.5). Травостой этой поляны является степным с довольно ксерофитным набором растений, именно разнотравно-типчаково-ковыльным. Из ковылей наибольшим обилием отличается *Stipa stenophylla* (cop.$_2$) и *St. joannis* (cop.$_2$), единично отмечены *St. dasyphylla* и *St. ucrainica* (sol.), *Festuca sulcata* обилен.

Многие растения, свойственные пушистодубовой лесостепи южных окончаний Бессарабской возвышенности, характеризуются тем, что в гырнецах Молдавии они вообще находятся на крайнем севере своего ареала. По своему происхождению они являются средиземноморцами. И дело не только в том, что они свойственны гырнецам, но и сама растительность пушистодубовой лесостепи с господством в ней *Quercus pubescens*, *Chrysopogon gryllus* и *Andropogon ischaemum* является также средиземноморским типом. *Q. pubescens* до сих пор сохранил признаки вечнозелевости: очень часто весной можно встретить зеленые прошлогодние листья на побегах и всходах. Возможно, что в прошлом леса Молдавии вообще, а пушистодубовые в частности, были более теплолюбивыми. В пользу такого предположения можно сослаться на следующие факты. В молдавских лесах довольно обильна деревянистая лиана *Hedera helix*. Но нам никогда не приходилось наблюдать ее цветения и роста вверх по деревьям на высоту более 2 м, обычно она стелется по земле, не сохраняя типичных черт лианы. Сходное явление наблюдается и у *Sorbus domestica* — этот вид довольно обычен в лесах Молдавии и в пушистодубовой лесостепи; но цветение его наблюдается очень редко, а плодов он совсем не образует. По вегетативным признакам (листьям) *S. domestica* очень трудно отличить от *S. aucuparia*, поэтому рябину из Молдавии принимали за последний вид. Нам удалось встретить эту рябину в цветущем состоянии и установить ее принадлежность к *S. domestica*. Словом, все эти виды из Молдавии, будучи на северном пределе, находятся в угнетенном состоянии, тогда как в Крыму, т. е. в условиях более теплого климата, плющ и рябина цветут и плодоносят. Это до некоторой степени подтверждает известную мысль Г. Э. Гроссета (1936) о том, что проникновение средиземноморской флоры в Крым происходило северным путем, а не южным, как утверждает Е. В. Вульф (1944). Конечно, трудно сказать с достоверностью о путях проникновения в Крым растений, общих для Крыма и Молдавии, но можно предположить, что в Крым они могли попасть с Балканского полуострова через юг Бессарабской возвышенности.

Известное сходство между Крымом и югом Бессарабской возвышенности обнаруживается не только во флоре, но и в растительности. Так, например, Кононов (1962) обратил внимание на особенно большое сходство между пушистодубовой лесостепью юга Бессарабской возвышенности (гырнеца) и Крыма (дубки).

В связи с этим можно сказать, что некоторые виды растений, встречающиеся в настоящее время в Крыму, Средиземноморье и в Малой Азии, в прошлом были распространены значительно севернее. Так, например, из сарматских отложений на севере Молдавии В. Н. Андреевым (1962) была описана сосна молдавская *Pinus moldavica* V. Andreev, очень близкая к соснам из группы *Halepensis* и в особенности к *P. pithyusa*. Сосны этой группы произрастают в настоящее время в Средиземноморье. Очевидно, в прошлом целый ряд растений имел более широкое распространение к северу от их теперешнего ареала. Можно полагать, что проникновение их в Крым и другие более южные районы могло происходить северо-западным и северным путями.

Наличие в пушистодубовой лесостепи Молдавии *Centaurea thirkei* лишний раз подтверждает мнение о связи флоры Бессарабской возвышенности и Средиземноморья.

Литература

Андреев В. Н. (1962). Ископаемая сосна молдавская и сосны группы *Halepensis*. Тр. Одесск. унив., 152, сер. геолог. и географ. наук, 9. — Андреев В. Н. и И. Ф. Молькова. (1959). О шерстистой наперстянке в Молдавии. Уч. зап. Кишиневск. унив., 39, биол., 2. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. — Гейдеман Т. С. (1954). Определитель растений Молдавской ССР. — Гроссет Г. Э. (1936). О происхождении флоры Крыма и степей, прилегающих с севера. Землеведение, 38, 4. — Кононов В. Н. (1959). Новые виды молдавской флоры и их связь с Крымом и Кавказом. Тр. Ставропольск. пед. инст., естеств.-геогр. фак., 18. — Кононов В. Н. (1962). Растительность дубовой лесостепи южной части Бессарабской возвышенности и ее отношение к Крыму. Тр. Одесск. унив., 152, сер. геолог. и географ. наук, 9. — Кононов В. Н. и В. М. Шаларь. (1957). О некоторых видах флоры Молдавии. Уч. зап. Кишиневск. унив., 28. — Кононов В. Н. и В. М. Шаларь. (1961). Новые и редкие виды во флоре Молдавии. Изв. АН МССР, 9 (89). — Hayek A. (1901). Die Centaurea-Arten Österriech-Ungarns. Acad. Wissensch., 72.

Киевский
государственный университет.

(Получено 7 I 1965).

УДК 582.572.2 : 576.312.37 (479)

Н. Д. Агапова

К ВОПРОСУ О КАВКАЗСКОМ «*ORNITHOGALUM PYRENAICUM* L.»

С 1 рисунком и 1 таблицей рисунков

N. D. AGAPOVA. ON THE CAUCASIAN «*ORNITHOGALUM PYRENAICUM* L.»

В числе первых видов рода *Ornithogalum* L., описанных Линнеем (Linnaeus, 1753, 1762), были два близких вида секции *Beryllis* (Salisb.) Benth. et Hook. f. — *O. pyrenaicum* L. и *O. narbonense* (из окрестностей Нарбонны, Ю. Франция). Оба вида широко распространены в странах Средиземноморья (от Португалии и Марокко на западе до Ирана на востоке). Их ареалы в общих чертах совпадают, отличаясь в основном северной границей, которая у *O. narbonense* проходит несколько южнее (южная Франция, южная Европа), тогда как *O. pyrenaicum* встречается в Бретани, Англии, Бельгии (Rouy, 1910).

Многие авторы считают, что оба этих вида имеются в Крыму и на Кавказе, однако мнения ботаников по этому вопросу расходятся. Ледебур (Ledebour, 1853), а позднее И. Шмальгаузен (1897) считали, что *O. narbonense* и *O. pyrenaicum* встречаются и в Крыму, и на Кавказе. Маршал Биберштейн (Bieberstein, 1808) приводит для Крыма *O. pyrenaicum*, а для Кавказа — *O. narbonense*. Буассье (Boissier, 1884) указывает для Крыма *O. pyrenaicum*, для Кавказа — *O. pyrenaicum* и *O. narbonense*. Д. И. Сосновский и А. А. Гроссгейм (1920) и Гроссгейм (1928) разделяли точку зрения Буассье в отношении Кавказа, но впоследствии (Гроссгейм, 1940; Сосновский, 1941) пришли к заключению, что на Кавказе встречается только *O. pyrenaicum*. Того же мнения придерживаются А. А. Колаковский (1938, 1961) и И. М. Крашенинников (1935). Фейнбрюн (Feinbrun, 1941) полагает, что Крашенинников ошибается: на Кавказе нет *O. pyrenaicum*, есть только *O. narbonense*. Разнообразие взглядов по данному вопросу вызвано некоторыми трудностями, связанными с систематикой видов секции *Beryllis*, к которой относятся и интересующие нас *O. pyrenaicum* и *O. narbonense*.

Как известно, подрод *Beryllis*, выделенный Бекером (Baker, 1873), а позднее принятый в ранге секции Бентамом и Хукером (Bentham a. Hooker f., 1883), объединяет довольно высокие растения (в среднем до 1—1.5 м), с кистевидным соцветием, с белыми, зеленоватыми или желтоватыми цветками, большею частью с узкой зеленой полоской на наружной стороне листочков околоцветника, с зелеными или сизыми листьями. Луковица многолетняя, состоит из чешуй нескольких годовых циклов (чешуи всегда свободные). Тип прорастания — надземный (Zahariadi, 1965).

Я предлагаю разделить секцию *Beryllis* на две подсекции:

I. **Subsectio Pyrenaica** Agap. subsect. n. — Pedicelli ad finem anthesis et in fructibus inflorescentiae axi adpressi. Semina irregularia, angulata. Bulbi edules. Цветоножки в конце цветения и при плодах прижатые к оси соцветия. Семена неправильной формы, угловатые. Луковицы съедобные (*O. pyrenaicum*, *O. narbonense*, *O. pyramidale*).

II. **Subsectio Arcuata** Agap. subsect. n. — Pedicelli ad finem anthesis et in fructibus arcuatim remoti. Semina parva, ovali-ovoidea. Bulbi amari. Цветоножки в конце цветения и при плодах дуговидно отстоящие. Семена мелкие, овальнояйцевидные, луковицы не съедобные, горькие (*O. arcuatum* Stev., *O. schelkovnikovii* Grossh.).

Виды в пределах каждой подсекции различаются в основном количественными признаками, из которых важнейшими являются следующие: высота растения, число цветков в соцветии, длина листочков околоцветника, относительная длина тычиночных нитей, завязи, столбика, длина цветоножек и брактей. Использование преимущественно количественных признаков обусловлено тем, что достаточно устойчивых качественных признаков очень мало (окраска листочков околоцветника, наличие зеленой полоски и ширина ее, иногда форма коробочки, край листа). Как правило, систематики используют количественные признаки, не прибегая к биометрической обработке. Не удивительно, что четкое представление об объеме и границах вида отсутствует. Кроме того, систематики вынуждены описывать большое количество форм, разновидностей, подвидов для отклоняющихся вариантов. В связи с этим мнения ботаников в отношении близких видов — *O. pyrenaicum*, *O. narbonense* и *O. pyramidale*, различны: большинство признает самостоятельность *O. pyrenaicum* L., однако Бротеро (Brotero, 1804) не отделяет данный вид от *O. narbonense*. Бонье (Bonnier, 1916—1934), напротив, рассматривает *O. narbonense* как подвид *O. pyrenaicum*. Некоторые авторы (Ascherson u. Graebner, 1905—1907; Sampaio, 1947) считают *O. narbonense* подвидом *O. pyramidale* или разновидностью (Fiori, 1923—1925). Руи (Rouy, 1910) включает *O. pyramidale* subsp. *narbonense* Asch. et Graebn. в синонимы *O. narbonense*, признавая самостоятельность последнего. Бекер (1873) указывает *O. pyramidale* в синонимике *O. narbonense*, описывая его как «forma robusta grandiflora hortensis». Шуар (Chouard, 1932) и Фейнбрюн (1941) рассматривают *O. narbonense* и *O. pyramidale* как самостоятельные виды.

Знакомство с систематикой видов секции *Beryllis* позволяет сделать следующие выводы: 1) в систематике этой группы используется мало «хороших» таксономических признаков, 2) количественные признаки можно использовать только при статистической обработке выборок из популяций, 3) желательно применение новых надежных таксономических признаков.

Известно, что для многих таксономических групп ценным признаком является акриотип. Первые цитологические исследования (Делоне, 1925, 1926) четырех видов *Ornithogalum* L. обнаружили различия между ними по числу и морфологии хромосом. Дальнейшие цитологические исследования (Darlington a. Wylie, 1955) подтвердили тот факт, что виды рода *Ornithogalum*, как правило, цитологически дифференцированы.

Особенно интересны для систематики рода и, в частности, для интересующей нас группы видов секции *Beryllis* исследования португальского цитолога Невеса (Neves, 1952). В результате изучения кариотипов *O. pyrenaicum*, *O. narbonense* и *O. pyramidale* (на европейском, в частности, португальском материале) выяснилось, что эти три вида, столь близкие по признакам внешней морфологии, хорошо различаются цитологически: *O. pyrenaicum* (2n=16) — диплоид с основным числом 8, *O. narbonense* (2n=54) — гексаплоид с основным числом 9 и *O. pyramidale* (2n=24) — триплоид с основным числом 8. Таким образом, цитологически подтверждается самостоятельность каждого из этих трех видов. Нет сомнений в том, что полученные результаты являются многообещающими для систематики видов секции *Beryllis*.

Вернемся к интересующему нас вопросу о том, встречаются ли на Кавказе европейские виды *O. pyrenaicum* и *O. narbonense*. Этот вопрос вновь возник в процессе цито-таксономического исследования кавказских видов рода *Ornithogalum* L., и решению его посвящена настоящая работа.

Материал и методика

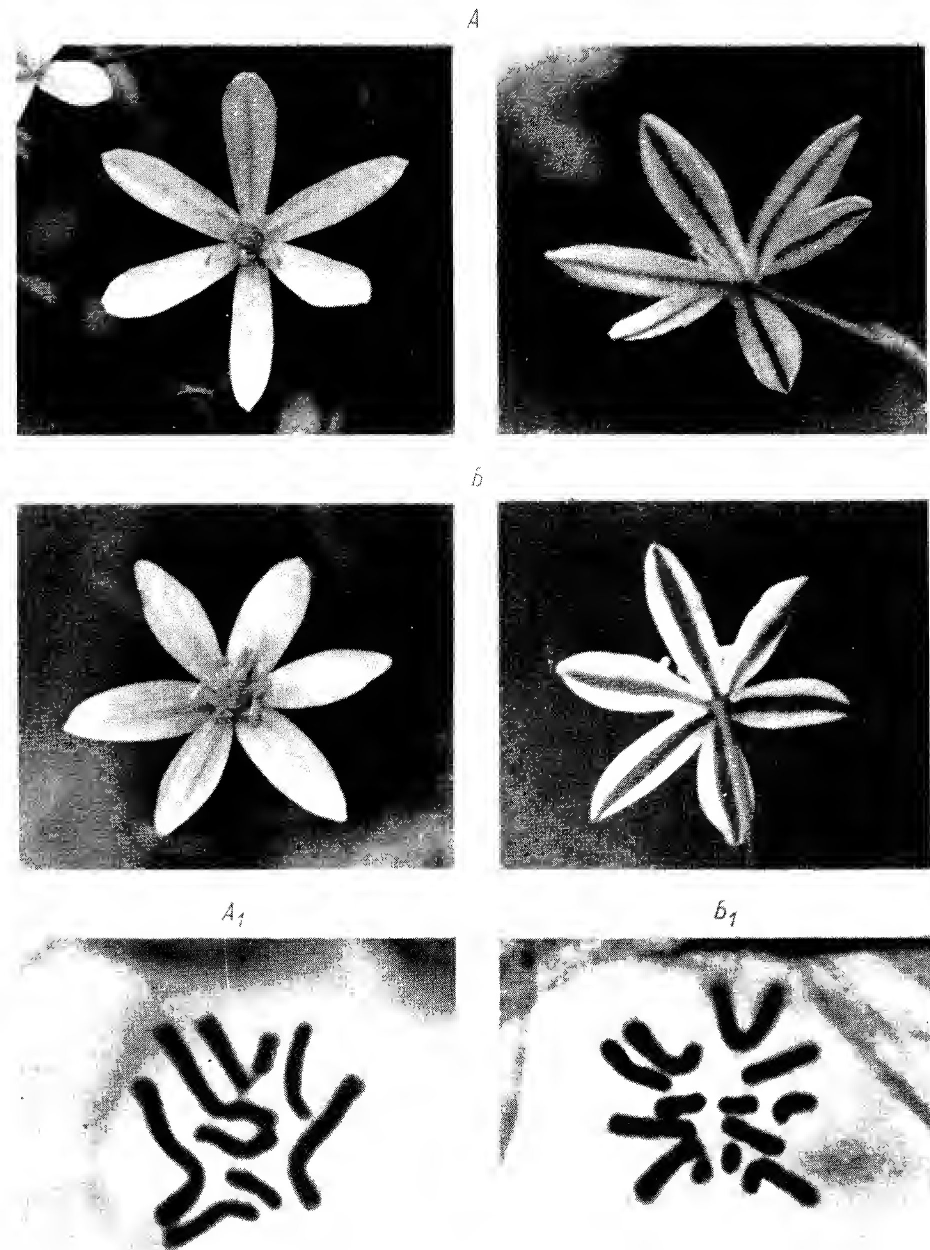
Весной и летом 1963 и 1964 гг. нами были предприняты две поездки по Кавказу для сбора материала. *O. pyrenaicum* был собран на территории Армянской ССР (Джрвеж, Арагац, Сарай-Булах), Грузинской ССР (Мцхета, Цалка, Боржомское ущелье), Нахичеванской АССР (Арафса). За немногим исключением (Арафса) удалось собрать массовый материал, поэтому оказалось возможным произвести статистическую обработку результатов измерений по 11 признакам. Сравнение популяций по средним величинам показало следующее: популяции из разных районов Армении не имеют существенных различий. Популяции из Грузии также достоверно не отличаются друг от друга. Однако результаты сравнения обеих рас (грузинской и армянской) свидетельствуют о существенных различиях между ними (табл. 1).

Интересные данные получены в результате цитологических исследований. Армянские растения, как правило, имеют соматическое число 16, причем их кариотип близок кариотипу *O. pyrenaicum* L. (Neves, 1952). В двух случаях (Арафса и Арагац) встречаются числа 17 и 18 — по-видимому, здесь присутствуют дополнительные хромосомы, морфологически близкие паре самых малых хромосом набора. Дополнительные хромосомы — довольно частое явление у видов рода *Ornithogalum* (Neves, 1952). У *O. pyrenaicum* дополнительные хромосомы (Neves, 1952) обнаружены во всех европейских образцах за исключением растений из Португалии. В данном случае Невес объясняет появление дополнительных хромосом «неблагоприятными условиями». Не исключена возможность, что в армянском материале наличие дополнительных хромосом связано с условиями произрастания в высокогорьях (Арагац — 1890 м, Арафса — 1800 м). Растения, собранные в Грузии, в отличие от армянских имеют 2n=24. Для сравнения кариотипа растений армянской и грузинской рас использовался метод мазков пыльцы, поскольку морфологию хромосом очень удобно изучать в гаплоидном наборе (Levan, 1932; Вахтина, 1964, 1965). Препараты мазков изготовлялись следующим образом: нужная стадия деления микроспоры определялась

ТАБЛИЦА 1

Средние величины (м) и размах изменчивости 11 признаков у двух кавказских видов подсекции *Pyrenaica* Agap. — *Ornithogalum hajastanum* Agap. (Армения) и *O. georgicum* (Грузия)

Признаки	*O. hajastanum*	*O. georgicum*
	М и размах изменчивости	
1) Высота растения	25 — (46.69) — 66 см	41 — (53.5) — 90 см
2) Число листьев	2 — (3) — 7	2 — (4) — 7
3) Длина соцветия	8 — (14.71) — 30 см	11 — (22.2) — 40 см
4) Ширина соцветия	1.8 — (3.75) — 6 см	2.5 — (4.67) — 6.5 см
5) Число цветков	11 — (24) — 48	30 — (46) — 95
6) Длина нижней цветоножки	0.9 — (1.69) — 2.7 см	2 — (3.2) — 5.5 см
7) Длина нижней брактеи	0.9 — (1.39) — 1.9 см	0.6 — (1.3) — 2.7 см
8) Длина листочков околоцветника	1.1 — (1.3) — 1.6 см	0.9 — (1.06) — 1.3 см
9) Длина тычиночной нити	0.5 — (0.6) — 0.8 см	0.35 — (0.41) — 0.5 см
10) Длина завязи	0.15 — (0.21) — 0.35 см	0.15 — (0.19) — 0.25 см
11) Длина столбика	0.2 — (0.29) — 0.37 см	0.12 — (0.15) — 0.19 см



А — цветок *Ornithogalum hajastanum* Agap.; *Б* — цветок *O. georgicum* Agap. (Увел. 2.5).

Хромосомы гаплоидного набора: $А_1$ — *O. hajastanum* Agap. (n=8), $Б_1$ — *O. georgicum* Agap. (n=12). (Увел. 3000).

при раздавливании пыльника в ацето-кармине, затем пыльники раздавливались между двумя предметными стеклами, опускались в фиксатор 5 : 1 : 1 : 1 по Батталиа (Battaglia, 1957а), далее производился холодный гидролиз по Батталиа (1957б) в течение 20 минут и стекла помещались в реактив Шиффа на 2—5 часов. После промывки в водопроводной воде мазки проводились через бутиловый спирт и ксилол и заключались в канадский бальзам. Зарисовка хромосом производилась с помощью рисовального аппарата (объектив 90, окуляр 20). Измерения хромосом производились на 10 метафазных пластинках.

Приводим описания хромосом гаплоидного набора двух изученных рас.

Армянская раса n=8 (см. таблицу, рис. A_1). Самая длинная хромосома набора — метацентрическая—субметацентрическая (отношение плеч 1.62), 2—3—4—5-я хромосомы — субметацентрики (отношение плеч 1.72—2.00), различающиеся по длине, 6 и 8-метацентрики—субметацентрики (отношение плеч 1.51—1.41). Единственная акроцентрическая хромосома — спутничная (отношение плеч 10.51), 7-я по величине. Диаметр спутника равен толщине хромосомы, в длину он только в 2.05 раза короче хромосомы. Соотношение самой длинной и самой короткой хромосом набора — 2.62. Средняя суммарная длина хромосом набора — 58.6 μ (рисунок, *А*).

Грузинская раса: n=12 (см. таблицу, рис. $Б_1$). Самая длинная хромосома набора метацентрическая с отношением плеч 1.08, 2—3—6-я и 7-я хромосомы — субметацентрики—акроцентрики (отношение плеч 2.29—3.47), 4-я хромосома — акроцентрик с отношением плеч 3.93. Хромосомы 8, 9, 10, 11, 12-я — субметацентрические или метацентрические (отношение плеч 1.21—1.74). Спутничная хромосома — 5-я по величине, акроцентрическая, с отношением плеч 8, с шаровидным спутником, равным по диаметру толщине хромосомы; спутник меньше хромосомы по длине в 4.5 раз. Самая длинная хромосома набора в 5.3 раза превышает самую короткую. Средняя суммарная длина хромосом набора — 51.16 μ (см. рисунок, *Б*). Таким образом, гаплоидные наборы армянской и грузинской рас различаются по следующим признакам: 1) число, 2) средняя суммарная длина хромосом набора (интересно отметить, что общая длина у 12-хромосомного набора меньше, чем у 8-хромосомного), 3) место спутничной хромосомы в наборе (по относительной длине), 4) размеры и форма спутника, 5) соотношение самой длинной и самой короткой хромосом набора, 6) степень асимметричности хромосом. Кариотип грузинской расы характеризуется большей дифференциацией хромосом по длине и по степени асимметрии, а также уменьшением размеров спутника и сокращением общей длины хромосом набора.

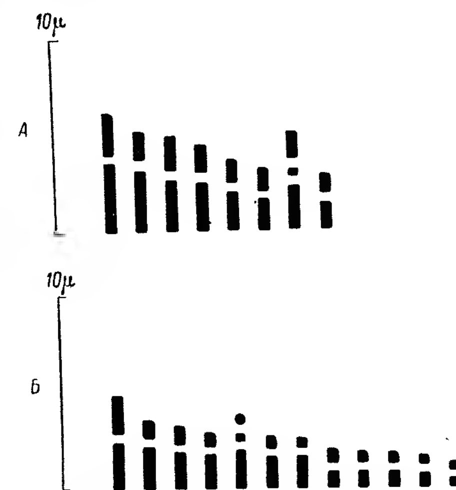


Диаграмма хромосомного набора.

А — *Ornithogalum hajastanum* Agap.; *Б* — *O. georgicum* Agap.

Таким образом, в результате цито-таксономического исследования обнаружены различия между армянской и грузинской расами кавказского *O. pyrenaicum* по признакам внешней морфологии, по числу и морфологии хромосом, а также по экологии: армянские растения встречаются на сухих склонах, среди камней и кустарников, на осыпях, на высоте до 1890 м над ур. м., грузинские — на полях, пашнях, залежах, на высоте до 800 м.

Тождественны ли обе изученные расы европейским видам *O. pyrenaicum* и *O. narbonense* или одному из них? К сожалению, нам не удалось получить полноценный материал по европейским видам, необходимый для сравнения. В нашем распоряжении были фотокопии типов, некоторые гербарные сборы и описания. В результате изучения гербарных образцов, а также многочисленных диагнозов и описаний (Brotero, 1804; Bieberstein, 1808; Baker, 1873; Boissier, 1884; Coste, 1906; Bonnier, 1916—1934; Fournier, 1946) была составлена таблица (табл. 2), в которой дается сравнительная характеристика *O. pyrenaicum* и *O. narbonense*.

Как уже отмечалось, кариотип армянской расы очень близок европейскому *O. pyrenaicum*. Нельзя сказать того же в отношении признаков внешней морфологии. Ни армянскую, ни грузинскую расы нельзя отождествить с *O. pyrenaicum* по внешне-морфологическим признакам, скорее они приближаются к *O. narbonense*. Но, как уже известно, европейский *O. narbonense* гексаплоид (2n=54) с основным числом 9, поэтому обе кавказские расы вряд ли относятся к этому виду. По-видимому, армянскую и грузинскую расы можно рассматривать как самостоятельные виды, дифференцированные морфо-кариологически, экологически и географически.

Приводим описания новых видов.

O. hajastanum Agap. sp. n. — *O. pyrenaicum* auct. Fl. cauc. non L., *O. narbonense* auct. Fl. cauc. non L.

Plantae pro medio 46 cm altae. Bulbus ovoideus, parvus (ca 2 cm in diam.) e squamis semitunicatus annorum 2—3 praecedentium constans. Folia glauca vel glaucescentia (3—4).

Inflorescentia (ca 14.7 cm longa) multiflora (24 flora). Bracteae inferiores pedicellis subbreviores. Pedicelli fructiferi adpressi. Perigonii phylla lineari-lanceolata alba, extus stria tenui viridi ornata, 1.3 cm longa. Filamenta basi dilatata, subtus acuminata, perigonii phyllis subduplo breviora. Stylus ovario aequilongus vel eo sublongior.

T y p u s. Armenia, in viciniis opp. Erevan, Dzhrvezh, in fruticetis inter lapides, 12 VI 1963, N. Agapova.

Habitat in declivibus montium siccis, inter lapides et frutices, ad vias, ad 1890 m s. m.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Armenia, Dzhrvezh, Sarai-Bulach, Aragatz; respublica autonoma Nachiczevanensis: Araphsa.

Средняя высота растений 46 см. Луковица яйцевидная, небольшая (около 2 см в диам.), состоящая из полутуникатных чешуй 2—3 годовых циклов. Листья сизые или сизоватые (3—4). Соцветие (средн. длина 14.7 см) многоцветковое (24). Нижние брактеи слегка короче цветоножек. Цветоножки при плодах прижатые. Листочки околоцветника линейноланцетные, белые, с узкой зеленой полоской на наружной стороне (см. таблицу, рис. *A*), длиной 1.3 см. Тычиночные нити расширенные у основания, внезапно заостренные, почти вдвое короче листочков околоцветника. Столбик равен завязи или слегка длиннее. Соматическое число — 16 (n=8).

Т и п. Армянская ССР, окрестности Еревана, Джрвеж, в кустарнике среди камней. 12.VI.1963, Н. Д. Агапова.

Обитает на сухих склонах гор, среди камней, кустарников, у дорог, встречается на высоте до 1890 м над ур. м.

И з у ч е н н ы е о б р а з ц ы. Армянская ССР: Джрвеж, Сарай-Булах, Арагац; Нахичеванская АССР: Арафса.

O. georgicum Agap. sp. n. — *O. pyrenaicum* auct. Fl. cauc. non L., *O. narbonense* auct. Fl. cauc. non L.

Plantae pro medio 53 cm altae. Bulbus ovoideus vel basi dilatatus (ad 4 cm in diam.) e squamis semitunicatis annorum 2—3 praecedentium constans. Folia glauca vel glaucescentia (3—5). Inflorescentia (ca 22.2 cm longa) multiflora (46 flora). Bracteae inferiores pedicellis subduplo breviores. Perigonii phylla ovali-lanceolato (ca 1.06 cm longa), extus stria lata viridi ornata. Filamenta e basi dilatata sensim attenuata, perigonii dimidio breviora. Stylus ovario subaequilongus vel brevior.

T y p u s. Georgia, in viciniis opp. Tbilissi, Mtzcheta, in agro, 25 VII 1964, N. Agapova.

Habitat in arvis, agrisque ad 800 m s. m.

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Georgia, Tzalca, Tetri-Tzcaro.

Средняя высота растений 53 см. Луковица яйцевидная или расширенная у основания (до 4 см в диам.), состоящая из чешуй 2—3 годовых циклов. Листья сизые или сизоватые (3—5). Соцветие (средн. длина 22.2 см) многоцветковое (46). Нижние брактеи короче цветоножек почти вдвое. Листочки околоцветника овальноланцетные (средн. длина 1.06 см), с широкой зеленой полоской на наружной стороне (см. таблицу, рис. *Б*). Тычиночные нити постепенно суженные от расширенного основания, короче половины околоцветника, столбик почти равен завязи или короче. Соматическое число — 24 (n=12).

ТАБЛИЦА 2

С р а в н и т е л ь н а я х а р а к т е р и с т и к а
O r n i t h o g a l u m p y r e n a i c u m L. и *O. n a r b o n e n s e* L.

Признаки	*O. pyrenaicum*	*O. narbonense*
Высота растений	50—100 см	30—60 см
Листья	Сизые, высыхающие во время цветения.	Сизо-зеленые, остающиеся во время цветения.
Длина соцветия	10—15 см	10—20 см
Ширина соцветия	3—3.6 см	1.8—3 см
Число цветков в соцветии	30—50	20—50
Форма и длина брактей	Ланцетнозаостренные, короче бутона, 0.6—0.8 см.	Длиннозаостренные, длиннее бутона (иногда в 2 раза), 1.2—1.8 см.
Окраска листочков околоцветника	Желто-белая, зеленовато-белая, желтовато-зеленоватая с зеленой полоской на наружной стороне.	Белая, молочно-белая, с зеленой полоской на наружной стороне.
Длина листочков околоцветника	6—8—9 мм	10—12 или 12—15 мм
Форма и относительная длина тычиночной нити	Внезапнозаостренные, короче листочков околоцветника на 1/4.	Длиннооттянутые, вдвое короче листочков околоцветника.
Относительная длина столбика	Столбик равен тычиночной нити.	Столбик длиннее тычиночной нити.

Т и п. Грузинская ССР, окрестности Тбилиси, Мцхета, поле, 25 VII 1964, Н. Д. Агапова. Пашни, поля, встречается на высоте до 800 м.

И з у ч е н н ы е о б р а з ц ы. Грузинская ССР; Цалка, Тетри-Цкаро.

Выводы.

1) На Кавказе, по-видимому, нет европейских видов секции *Beryllis* подсекции *Pyrenaica* — *O. pyrenaicum* и *O. narbonense*.

2) В результате цито-таксономического изучения двух рас кавказского «*O. pyrenaicum* L.» — армянской и грузинской — были обнаружены два новых вида — *O. hajastanum* Agap. и *O. georgicum* Agap., различающихся по признакам внешней морфологии, числу и морфологии хромосом, по экологии, а также по географическому распространению.

3) *O. hajastanum* Agap. по кариотипу близок европейскому *O. pyrenaicum* (Neves 1952), но отличается от последнего признаками внешней морфологии.

4) В результате нашего исследования армянской и грузинской рас и просмотра гербарного материала из других районов Кавказа можно прийти к заключению, что кавказский «*O. pyrenaicum*» — сборный вид сложного состава. Возможно, что дальнейшее цито-таксономическое исследование популяций из Западного и Восточного Закавказья и Предкавказья обнаружит новые расы или виды.

Л и т е р а т у р а

В а х т и н а Л. И. (1964). Сравнительно-кариологическое исследование рода *Allium* L. 1. Числа хромосом некоторых видов лука, распространенных на территории СССР. Бот. журн., 6 : 870—875. — В а х т и н а Л. И. (1965). Сравнительно-кариологическое исследование некоторых видов лука секции *Rhiziridium* Don. Бот. журн. 3 : 387—394. — Г р о с с г е й м А. А. (1928). Флора Кавказа, 1 : 228. — Г р о с с г е й м А. А. (1940). Флора Кавказа, 2 : 162. — Г р о с с г е й м А. А. (1949). Определитель растений Кавказа : 622. — Д е л о н е Л. Н. (1925). Хромосомы у видов *Ornithogalum* L. Тр. Гос. Тимирязевск. н.-и. инст., отд. эксперим. эволюции, сер. 1, 3. — Д е л о н е Л. Н. (1926). Phylogenetische Chromosomenverkürzung. Zeitschr. Zelleforsch. u. microskop. Anatom., 4 : 338—364. — К о л а к о в с к и й А. А. (1938). Флора Абхазии, 1 : 257. — К о л а к о в с к и й А. А. (1961). Растительный мир Колхиды : 350. — К р а ш е н и н н и к о в И. М. (1935). Флора СССР, 4 : 391. — Л е в и т с к и й Г. А. (1931). Морфология хромосом, Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27, 1 : 19—95. — С о с н о в с к и й Д. И. (1941). Флора Грузии, 2 : 503. — С о с н о в с к и й Д. И. и А. А. Г р о с с г е й м. (1920). Определитель растений окрестностей Тифлиса : 64. — Ш м а л ь г а у з е н И. (1897). Флора средней и южной России, Крыма и Северного Кавказа : 499. — A s c h e r s o n P. u. G r a e b n e r P. (1905—1907). Synopsis der Mitteleuropäischen Flora, 3 : 238—257. — B a k e r J. G. (1873). Revision of the Genera and species of the *Scilleae* and *Chlorogaleae*. Journ. Linn. Soc., 13 : 209—292. — B a t t a g l i a E. (1957a). A new «5 minutes-fixation» in cromosome analysis. Caryologia, 9, 2 : 368—370. — B a t t a g l i a E. (1957б). Simultaneus and succesive pretreatments in chromosome analysis. Caryologia, 9, 2 : 370—371. — B e n t h a m G. a. J. D. H o o k e r. (1883). Genera plantarum : 815—816. — B i e b e r s t e i n M. (1808). Flora taurico-caucasica, 1 : 193. — B o i s s i e r E. (1884). Flora Orientalis, 5 : 211—223. — B o n n i e r G. (1916—1934). Flore compléte illustrée en couleurs de France, Suisse et Belgique, 10 : 72—74. — B r o t e r o F. A. (1804). Flora Lusitanica, 1 : 529—533. — C h o u a r d P. (1932). Deux Ornithogales du Jardin des Plantes; leurs anomalies florales et leur histoire. Bull. Muséum, 2, 4 : 1035—1043. — C o s t e H. (1906). Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes, 3 : 314—317. — D a r l i n g t o n C. D. a. A. P. W y l i e. (1955). Chromosome Atlas of Flowering plants: 351. — F e i n b r u n N. (1941). The genus *Ornithogalum* L. in Palestine and neighbouring countries. Palest. Journ. Bot. Jerus., 2 : 132—150. — F i o r i A. (1923—1925). Nuova Flora Analitica d'Italia, 1 : 257. — F o u r n i e r P. (1946). Les Quatre Flores de la France; 176. — L e d e b o u r C. F. (1853). Flora Rossica, 4 : 158. — L e v a n A. (1932). Cytological studies in Allium. 11. Chromosome morphological contributions. Hereditas, 16, 3 : 257—294. — L i n n a e u s C. (1753). Species plantarum, 1 : 306—308. — L i n n a e u s C. (1762). Species plantarum, 1 : 439—442, 2-ed. — N e v e s J. B. (1952). Estudos Cariologicos no genero *Ornithogalum* L. — R o u y G. (1910). Flore de France, 12 : 414. — S a m p a i o G. (1947). Flora portuguesa. 116—117, ed 2a. — Z a h a r i a d i C. (1965). Sous-generes et sections Mesogeens du genre *Ornithogalum* et la valeur comparative de leurs caractéres différentials. Rev. Roum. Biol. Bot., 10, 4 : 271—291.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 8 II 1966).

УДК 581.2 : 581.5

Т. И. Лебедева

УСЛОВИЯ ПРОЯВЛЕНИЯ ФАСЦИАЦИИ

С 2 рисунками

T. I. LEBEDEVA. ON THE CONDITIONS NECESSARY FOR THE MANIFESTATION OF FASCIATION

Фасциации распространены у травянистых однолетних, двулетних и многолетних форм, а также встречаются у лиан, кустарников и деревьев. У древесных и кустарниковых пород фасциация чаще наблюдается у плодовых и ягодных растений (черешни, вишни, сливы, смородины). Среди овощных и цветочных культур известны сорта, полученные отбором фасциированных растений.

Проявление фасциации весьма различно в разных семействах (Жуковский, 1950). Довольно многочисленны работы, содержащие данные о возникновении фасциации под влиянием изменения условий влажности и питания, а также вследствие механических повреждений. Де Фриз (De Vries, 1899) на основе своих наблюдений над *Crepis biennis* указывает, что фасциация является довольно пластичным признаком, он отмечает, что тщательный уход за растениями, большое количество удобрений, обилие тепла и света положительно влияют на проявления фасциации. Л. А. Шавров (1959) указывает, что для возникновения фасциаций важными факторами являются плодородие почвы и обильная влажность.

В литературе имеются данные о том, что фасциация часто вызывается быстрым и обильным притоком питательных веществ к развивающимся почкам (Blodgett, 1905); проявляется она наиболее часто в год особенно мощного развития растений, когда процессы роста преобладают над процессами отмирания (Игнатьева, 1961).

Рядом исследователей изучалось влияние избыточной влажности почвы на характер фасциации. По данным Георгеску (Georgescu, 1927), резкое увеличение влажности почвы влекло за собой задержку возникновения фасциаций. Этим он объясняет исключительно редкие случаи фасциации у гигрофильных растений. Но с последним выводом согласиться нельзя уже потому, что природа наземных и гигрофильных растений различна.

Известны случаи возникновения фасциации при облучении семян, при поражении растений насекомыми, болезнями, заморозками, а также при декапитации их в семядольном состоянии. Боковые побеги после прищипки или повреждения основного стебля образуют утолщенные фасциированные формы (Goebel, 1889—1901; Heim, 1954). Появление фасциированных боковых побегов в этом случае объясняют нарушением в распределении питательных веществ между различными частями растений и усиленным питанием точек роста.

В данной работе изучалось влияние различных площадей питания, а также ухода на проявление фасциаций у овощных и декоративных растений. Обнаружено влияние густоты посева на фасциации у штамбовых сортов гороха *Pisum sativum* и капусты *Brassica oleracea*.

Штамбовые горохи относятся к сортам, отобранным по признаку фасциации стебля. Они обладают широким, прочным неполегающим стеблем и не требуют подвязки к кольям. Бобы у растений штамбовых сортов развиваются в верхней части главного побега.

Опыт проводился с тремя сортами: 'Штамбовый мозговой', 'Штамбовый Рудзинского' и 'Оливковый штамбовый'. В разных вариантах площади питания составляли: 70×15 см, 15×15 см и 4×4 см. В каждом варианте было по 100 растений. Уход (прополка, рыхление и т. п.) проводился всюду одновременно.

У всех трех сортов, выращиваемых на площадях питания 70×15 см, наблюдалось обычное проявление фасциации, расширенный стебель с неравномерным распределением листьев (в одном узле 2—4 листа), расположение бобов только на вершине стебля (рис. 1, *а*).

Во втором варианте опыта с меньшими площадями питания (15×15 см) проявление фасциации уже было значительно ослаблено: меньшее расширение стебля (диаметр его 0.8—1.0 см вместо 1.8—2.5 см в первом случае) и меньшее нарушение листорасположения.

Резко отличался от растений первого варианта (площади питания 70×15 см) горох на площадях питания 4×4 см (рис. 1, *б*).

Фасциации стебля у этих растений не возникало. Диаметр стебля равнялся всего 0.5—0.7 см. Расположение листьев было нормальным — очередным; слабое нарушение листорасположения и появление двух листьев из одного узла наблюдалось лишь у сорта 'Штамбовый мозговой'.

На площадях питания 70×15 см у растений всех сортов сильно нарушалось листорасположение.

На площадях питания 4×4 см первый цветочный побег возникал довольно рано, после 9—11-го узла, а у растений на площадях питания 70×15 см он появлялся только после 14—18-го узла.

В результате загущения (при площадях питания 4×4 см) растения были очень угнетены; у них рано появлялись цветочные побеги, цветение было ранним, облиственность уменьшалась и снижалось число бобов на растении.

В связи со значительным угнетением растений на малых площадях питания отсутствовали признаки, характеризующие фасциацию стебля у горохов.

В опыте с капустой изучались сорта 'Белорусская', 'Амагер' и 'Каширка'. Посев производился в посевные ящики. В контрольном варианте семена высевались рядовым способом без загущения (расстояние между рядами 2 см), в опытном варианте посев был загущенным, семена высевались вразброс.

Таким образом, растениям опытного варианта создавались условия, способствующие угнетению уже на ранних стадиях развития. При пикировке в парники растениям первого (контрольного) варианта давались площади питания 6×6 см, второго варианта — 2×1 см.



Рис. 1. Различное проявление фасциации у штамбового гороха.

а — при площади питания 70×15 см; *б* — при площади питания 4×4 см.

Растения на площадях питания 6×6 см развивались вполне нормально и давали хорошую крепкую рассаду, а в условиях загущенного посева и пикировки развивались слабо, сильно вытягивались, частично теряли нижние листья.

Во всех случаях производился учет листорасположения в стадии 7—9 листьев. При опадении листьев учет проводился по листовым следам. Известно, что фасциированным растениям капусты уже в возрасте рассады присущи уклонения от нормального листорасположения (формула $^2/_5$). При этом, как правило, отмечалось супротивное расположение листьев на стебле (Тимофеев, 1935; Лебедева, 1963).

Наблюдения показали, что при малых площадях питания число фасциированных растений у сорта 'Белорусская' сильно уменьшается. В условиях загущения у этого сорта было 44% фасциированных растений против 86% при нормальных условиях выращивания. У сортов 'Каширка' и 'Амагер' при загущении также наблюдалось значительное уменьшение числа фасциированных растений.

Мы изучали также влияние условий питания и ухода на фасциацию у целозии *Celosia cristata* и салата *Lactuca sativa*.

Часть растений целозии выращивалась в горшках диаметром 8 см при нормальном уходе. Другая часть высевалась в ящики при сильном загущении — расстояния между рядами составляли 1.5 см; растения поливали редко, допускалось сильное их увядание, почву в ящиках не рыхлили. Эти растения сильно отстали в росте и резко отличались от контрольных, выращиваемых по одному экземпляру в горшке.

Фасциация наблюдалась у всех без исключения контрольных растений, тогда как среди угнетенных фасциация отмечена лишь у 85%. Фасциация стебля отсутствовала совершенно у 15% растений; соцветие имело форму не гребня, а метелки, похожей на метелку *Celosia plumosa*.

У другой части угнетенных растений, образовавших гребень, фасциация проявилась в слабой степени. Гребень у них достигал небольших размеров — 1.0—2.5 см ширины, высота стебля была равна 7 см. Среди угнетенных растений часто встречались особи с разветвленными гребнями, причем одна часть соцветия оставалась фасциированной, другая образовала метелку.

Растения, выращенные в горшечной культуре, имели среднюю высоту 12.6 см, все они развили крупный, красивый гребень 8—12 см ширины.

У *Lactuca sativa* число фасциированных растений при обычной культуре может достигать 75—85%. Мы провели наблюдения над салатом сорта 'Парижский зеленый' в различных условиях выращивания. Контрольные посевы производились на грядах в открытом грунте, опытные посевы — в горшках. В каждом горшке помещалось 6—



Рис. 2. Проявление фасциации у салата.

а — при сильном угнетении растения; *б* — в оптимальных условиях выращивания.

8 растений. В стадии пяти листьев после прореживания оставляли сначала по два, а затем по одному растению в горшке. Растения в горшках редко поливали и рыхлили.

На грядах семена салата высевали на расстояниях 20×25×50 см. Уход проводился согласно требованиям агротехники.

При посеве в горшках в результате угнетения наблюдалось отставание в развитии, при этом число фасциированных растений достигало лишь 21%, а степень проявления фасциации была незначительной (рис. 2, *а*); на это указывает малый диаметр стебля и малое число листьев.

Салат, выращенный в обычных условиях агротехники, обладал сильно уплощенным стеблем шириной 2.9 см. Растения были густо облиственны (рис. 2, *б*). Число фасциированных особей достигало 87%.

Таким образом, условия развития растений обусловливают характер проявления фасциации. Улучшенный пищевой и водный режим, а также тщательный уход вызывает увеличение числа фасциированных особей и усиление фасциации. Очевидно, в связи с этим среди овощных культур, исстари возделываемых на очень плодородных участках, особенно часто и в большем количестве встречаются фасциированные формы.

Литература

Жуковский П. М. (1950). Культурные растения и их сородичи. — Игнатьева И. П. (1961). О проявлении фасциации у некоторых поликарпиков. Докл. ТСХА, 62. — Лебедева Т. И. (1963). О распространенности явления фасциации у культурных растений. Бот. журн., 4. — Тимофеев Н. Н. (1935). Связь листорасположения у белокочанных капуст с хозяйственными признаками кочана. Итоги работ Грибовск. овощн. селекцион. станц. — Шавров Л. А. (1959). О природе фасциации. Бот. журн., 4. — Blodgett F. (1905). Fasciation in field pea. Plant World, 8. — De Vries H. (1899). Über der Abhängigkeit der Fasciation vom Alter bei zweijährigen Pflanzen. Bot. Centralbl., 77, 9—10. — Georgescu. (1927). Beiträge zur Kenntnis der Verbänderung und einiger verwändter teratologischer Erscheinungen. — Goebel K. (1898—1901). Organografie der Pflanzen, 1. — Heim M. R. (1954). Sur des fasciations provoquies. Compt. Rend. Acad. Sci., 239, 1.

(Получено 23 IV 1965).

Томский
государственный педагогический
институт.

УДК 581.47 : 581.141 : 582.477 : 575.127

Е. С. Александровский

ПРИЧИНЫ СТЕРИЛЬНОСТИ ШИШКОЯГОД АРЧИ (ВИДОВ *JUNIPERUS*) ПРИ МЕЖВИДОВЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ

С 1 таблицей рисунков

E. S. ALEXANDROVSKY. THE CAUSES OF STERILITY OF GALBULI IN THE INTERSPECIFIC CROSSES OF SOME SPECIES OF *JUNIPERUS*

Арчевые леса Узбекистана представлены естественными насаждениями арчи зеравшанской *Juniperus seravschanica* Kom., арчи полушаровидной *J. semiglobosa* Rgl. и арчи туркестанской *J. turkestanica* Kom.

С увеличением высоты местности над уровнем моря один вид арчи закономерно сменяется другим: нижнюю полосу арчевого пояса на высотах от 900—1000 до 2000 м над ур. м. занимает арча зеравшанская, среднюю на высоте от 2000 до 2600 м — арча полушаровидная, и, наконец, самую верхнюю часть этого пояса на высотах от 2200 до 3500 м — арча туркестанская. В зоне контакта видов находятся смешанные насаждения.

При обследовании арчевых насаждений Туркестанского хребта (Кульсайский опорный пункт среднеазиатского научно-исследовательского института лесного хозяйства) в 1963—1964 гг. нами было замечено, что урожайность шишкоягод арчи в смешанных насаждениях часто значительно выше, чем в чистых. Также и отдельные деревья арчи, произрастающие в полосе распространения другого вида, иногда отличаются весьма высокой урожайностью. Однако, как было выявлено при анализе шишкоягод и проверке качества семян, основная масса семян в таких шишкоягодах непригодна к посеву. Наряду с семенами, поврежденными различного рода вредителями и болезнями, здесь в большом количестве имеются «пустые» семена, не содержащие ни зародыша, ни эндосперма.

Каковы же причины пустозерности шишкоягод в смешанных насаждениях? Мы предположили, что пустозерность связана с перекрестным опылением пыльцой другого вида арчи. Межвидовое опыление — у арчи явление не редкое, особенно в годы с поздней весной, характеризующиеся сдвигами в сроках цветения при неустойчивой погоде. В эти годы в зонах контакта разные виды арчи цветут нередко в одни сроки.

С целью проверки указанного предположения о причинах пустозерности шишкоягод нами были проведены скрещивания 3 видов арчи в различных комбинациях. Результаты этого опыта приведены в таблице.

Завязываемость шишкоягод и качество семян у арчи при межвидовых скрещиваниях

Комбинации скрещиваний	Завязываемость шишкоягод (в %)	Количество и качество семян: всего (штук)	пустых (штук)	выполненных (штук)	% выполненных семян
Арча туркестанская × А. зеравшанская	87.3	180	180	—	0
А. туркестанская × А. полушаровидная	65.4	115	115	—	0
А. полушаровидная × А. зеравшанская	91.9	289	282	7	2.4
А. зеравшанская × А. полушаровидная	76.3	150	150	—	0

Полученные данные показывают, что завязываемость шишкоягод у арчи при опылении пыльцой другого вида довольно высокая. В комбинации скрещиваний «А. полушаровидная×А. зеравшанская» она превысила 90%. Однако процент выполненных семян в этих шишкоягодах близок к нулю.

Семяпочки, собранные от различных комбинаций скрещивания, были подвергнуты эмбриологическому анализу. Для этой цели они фиксировались жидкостью Карнуа (3 : 1) и затем обрабатывались по общепринятой цитоэмбриологической методике. Из продольных микротомных срезов через семяпочки приготовлялись препараты, которые окрашивали железным гематоксилином по Гейденгейну и просматривали под микроскопом.

Анализ препаратов показал, что при опылении женских шишек пыльцой другого вида арчи происходят отклонения от нормального хода эмбриологических процессов, связанные с различной продолжительностью развития генеративной сферы (мужского и женского гаметофита) у скрещиваемых видов.

В комбинации скрещиваний «А. туркестанская×А. зеравшанская» родительские виды довольно сильно отличаются по продолжительности развития генеративной сферы. От опыления до оплодотворения у арчи туркестанской при опылении своей пыльцой проходит около 2.5 месяцев, у арчи зеравшанской соответственно — около 4 месяцев.

Как показали наши наблюдения, пыльца арчи зеравшанской способна к прорастанию на нуцеллусе арчи туркестанской; часть пыльцевых зерен при этом все же погибает. Образуются пыльцевые трубки, которые внедряются в верхушку нуцеллуса и растут вниз. Однако рост их происходит неравномерно и значительно медленнее, чем при нормальном опылении. Нередко наблюдается отмирание пыльцевых трубок при продвижении по ткани чуждого им нуцеллуса.

Женский гаметофит арчи туркестанской после опыления пыльцой арчи зеравшанской развивается вполне нормально и через 2.5 месяца после опыления сформировываются архегонии с яйцеклетками (см. таблицу, *1*). Женский гаметофит готов к оплодотворению, но пыльцевые трубки арчи зеравшанской к этому времени, как правило, успевают пройти лишь около половины своего пути по нуцеллусу и находятся далеко от готовых к оплодотворению яйцеклеток. Оплодотворения не происходит и яйцеклетки отмирают.

Вслед за гибелью яйцеклеток начинается отмирание и деформация ткани женского гаметофита и нуцеллуса. Однако пыльцевые трубки арчи зеравшанской продолжают расти по отмирающей ткани нуцеллуса арчи туркестанской, дорастают до женского гаметофита, но, встретив здесь отмершие яйцеклетки, в свою очередь тоже отмирают. Таким образом, в данном случае зрелые яйцеклетки не получают оплодотворяющего начала, а затем, когда пыльцевые трубки подходят к женскому гаметофиту, яйцеклетки оказываются уже полностью отмершими и гибридные зародыши образоваться не могут. Но шишкоягоды, как видно из таблицы, развиваются, хотя они полностью лишены выполненных семян.

Иные картины наблюдаются при опылении женских шишек арчи зеравшанской пыльцой арчи полушаровидной. Продолжительность времени от опыления до оплодотворения у этих видов составляет соответственно около 4 месяцев и немногим более 3 месяцев.

Пыльцевые зерна арчи полушаровидной на нуцеллусе арчи зеравшанской прорастают, образуются пыльцевые трубки, которые внедряются в ткань верхушки нуцеллуса и растут в ней. При продвижении по ткани нуцеллуса значительная часть чужеродных пыльцевых трубок погибает, но многие продолжают свой рост и дорастают до периферической части женского гаметофита. В них образуются спермии, и мужской гаметофит готов к оплодотворению. Однако в архегониях к этому времени еще не успевают сформироваться яйцеклетки. В результате пыльцевые трубки, будучи уже в соприкосновении с женским гаметофитом, отмирают (*2*).

В комбинации скрещиваний «А. туркестанская×А. полушаровидная» виды являются более близкими по продолжительности развития генеративной сферы. От опыления до оплодотворения у арчи туркестанской проходит около 2.5 месяцев, у арчи полушаровидной — немногим более 3 месяцев.

Пыльца арчи полушаровидной прорастает на нуцеллусе арчи туркестанской. Рост пыльцевых трубок, как и в описанных выше случаях, происходит медленно и недружно. Часть чужеродных для нуцеллуса пыльцевых трубок погибает и отмершие остатки их видны на различном расстоянии от верхушки нуцеллуса. Однако некоторые из них успевают дорасти до женского гаметофита ко времени готовности последнего к оплодотворению. При этом наряду с нормальными формируются очень мелкие генеративные элементы — спермии и яйцеклетки.

Отмирание генеративной сферы в этой комбинации скрещиваний происходит в разных фазах ее развития: в одних семяпочках отмирают яйцеклетки и спермии (*3* и *4*), в других — оплодотворение все же происходит, но формируется нежизнеспособный зародыш, отмирающий в ранних фазах своего развития (*5* и *6*). Лишь в отдельных случаях зародыш продолжает свое развитие и формируется нормальное семя.

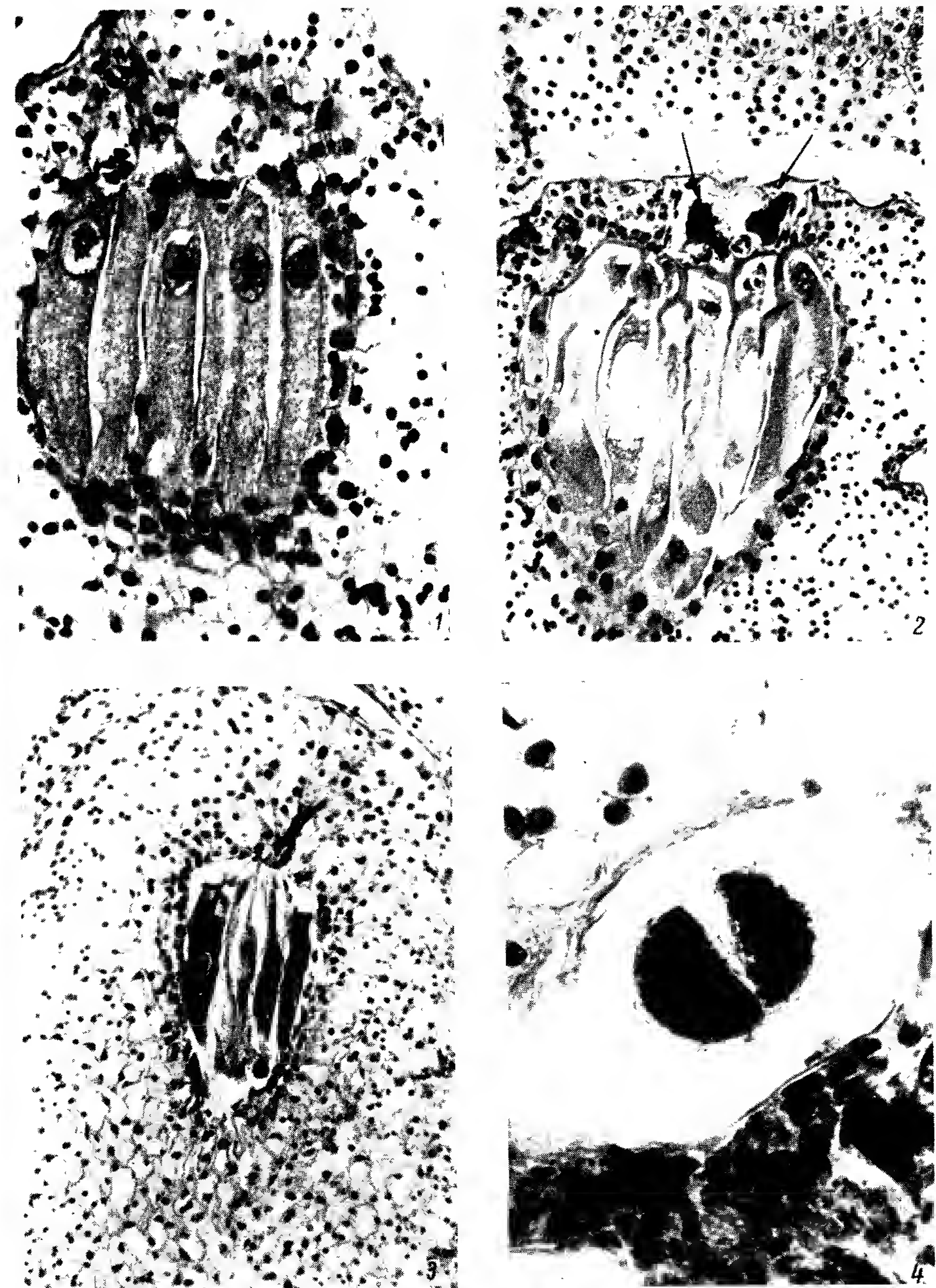
В наших опытах в комбинации скрещиваний «А. полушаровидная×А. зеравшанская» количество полноценных семян составило 2.4%.

Вслед за отмиранием генеративной сферы гибнет вся семяпочка. В результате уже в начале осени первого года развития шишкоягод под затвердевшим интегументом — покровом будущего семени — находятся лишь сморщенные, высохшие остатки погибшего «ядра» семяпочки.

Будучи заключенными внутри шишкоягоды, такие семяпочки не опадают с дерева. Шишкоягоды развиваются вполне нормально. Наличие таких шишкоягод в насаждении значительно увеличивает кажущуюся урожайность, понижая тем самым общую доброкачественность семян.

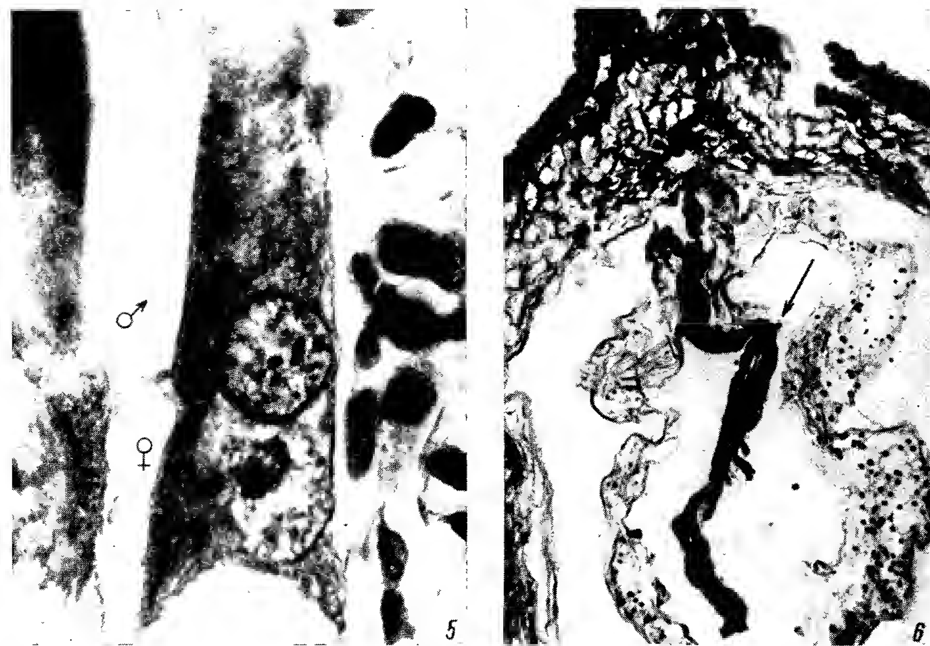
(Получено 23 XII 1965).

Среднеазиатский
научно-исследовательский
институт лесного хозяйства
и Ташкентский
государственный университет.



Отклонения от нормального хода эмбриологических процессов у арчи при межвидовых скрещиваниях.

1 — готовые к оплодотворению яйцеклетки арчи туркестанской, но пыльцевые трубки еще не проникли к женскому гаметофиту (семяпочка была опылена пыльцой арчи зеравшанской); *2* — отмершие остатки пыльцевых трубок арчи полушаровидной перед архегониями арчи зеравшанской; *3* — отмирание яйцеклеток арчи туркестанской (семяпочка была опылена пыльцой арчи полушаровидной); *4* — отмершие спермии арчи полушаровидной перед женским гаметофитом арчи туркестанской.



(Продолжение рисунка).

5 — слияние спермия арчи полушаровидной с яйцеклеткой арчи туркестанской; 6 — отмершие проэмбрио арчи туркестанской (семяпочка была опылена пыльцой арчи полушаровидной).

УДК 581.8 : 635.9 : 582.542.1

К. Ж. Сыбанбеков

ОСОБЕННОСТИ РАСПОЛОЖЕНИЯ ТКАНЕВЫХ СТРУКТУР В ЧЕШУЯХ КОЛОСА РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ

С 8 рисунками

K. ZH. SYBANBEKOV. SPECIFIC FEATURES OF THE ARRANGEMENT OF TISSUE STRUCTURES IN SPIKE GLUMES OF DIFFERENT VARIETIES OF WHEAT

Как известно из анатомической литературы (Zoebl, 1889; Prat, 1932; Александров и Александрова, 1940; Петрова, 1958; Александров и Добротворская, 1959; Берхин, 1963; Мирославов, 1963, и др.), эпидерма чешуй злаков характеризуется довольно большим разнообразием специализированных элементов (устьица, окремнелые бугорки, парные клетки, волоски и др.). Функциональное значение всех этих структурных образований выяснено еще недостаточно. Наиболее изученными в этом отношении являются устьица, которые долгое время считались единственными специализированными элементами, выполняющими функцию транспирации и газообмена. В последнее время к числу структур, участвующих в выполнении тех же функций, стали относить окремнелые бугорки (Александров и Александрова, 1940; Мирославов, 1963), встречающиеся в эпидерме многих злаков.

Для дальнейшей разработки вопроса о функциональном значении упомянутых структур представляет интерес выявление коррелятивных отношений как между структурными элементами эпидермы, так и между эпидермальными структурами, с одной стороны, и внутренними тканями, с другой. На наличие корреляций между специализированными клетками эпидермы и внутренними тканями в чешуе пшеницы указывали В. Г. Александров и О. Г. Александрова (1940).

В нашем предыдущем сообщении (Сыбанбеков, 1965) была сделана попытка дать анатомическую характеристику чешуям колоса пшеницы как органам фотосинтеза и транспирации. Мы касались также вопроса о корреляциях в расположении эпидермальных структур и внутренних тканей чешуй, связанных, по-видимому, с выполнением общих функций. В настоящей работе приводятся дополнительные материалы по этому вопросу.

Материал и методика

Для сравнительного исследования были взяты три сорта пшеницы, резко отличающиеся друг от друга по ряду морфологических признаков, в частности по степени развития остей: остистый сорт 'Казахстанская 126' (var. *ferrugineum*), короткоостый 'Бабило' (var. *horagi*) и безостый 'Альбидум' (var. *albidum*). Растения для анатомического анализа выращивались на участках Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.

Материал для анатомического исследования фиксировался в смеси этанола, формалина и ледяной уксусной кислоты.

Исследовалось в среднем по 10 чешуй, взятых из пяти колосьев каждого сорта. Расположение внутренних тканей изучалось на поперечных срезах, сделанных у основания чешуи, в ее средней и верхней частях. Для изучения относительного расположения элементов эпидермы изготовлялись с помощью лака для ногтей отпечатки поверхности чешуи. Затем с помощью рисовального аппарата РА-1 составлялась схема распределения этих элементов на поверхности чешуи.

Результаты исследования

1. Расположение специализированных клеток в эпидерме чешуи

Колосковая чешуя. Анатомическое исследование эпидермы чешуй двух форм пшеницы — 'Казахстанской 126' (остистой) и 'Альбидум 43' (безостой) показало, что существует определенная закономерность в относительном расположении различных структурных элементов эпидермы.

Различные формы пшеницы отличаются друг от друга по характеру локализации специализированных клеток на поверхности чешуи. В эпидерме колосковой чешуи сорта 'Казахстанская 126' в первую очередь бросается в глаза своеобразная локализация устьиц и окремнелых бугорков. Как видно из рис. 1, устьица приурочены к верхней части колосковой чешуи, а в ее средней части ряды устьичных клеток тянутся только по краям чешуи, доходя почти до ее основания. В узком «крыле» чешуи устьица располагаются двумя многорядными полосками, тянущимися вдоль чешуи и сливающимися в ее верхней части.

Второй элемент структуры эпидермы, нами изучавшийся, — окремнелые бугорки. В опытах Н. И. Корчагиной (1965) у диких южных злаков при выращивании их на севере окремнелые бугорки исчезали.

По нашим наблюдениям, у пшеницы сорта 'Казахстанская 126', выращенной в Ленинграде, такого явления не наблюдалось. Окремнелые бугорки в большом коли-

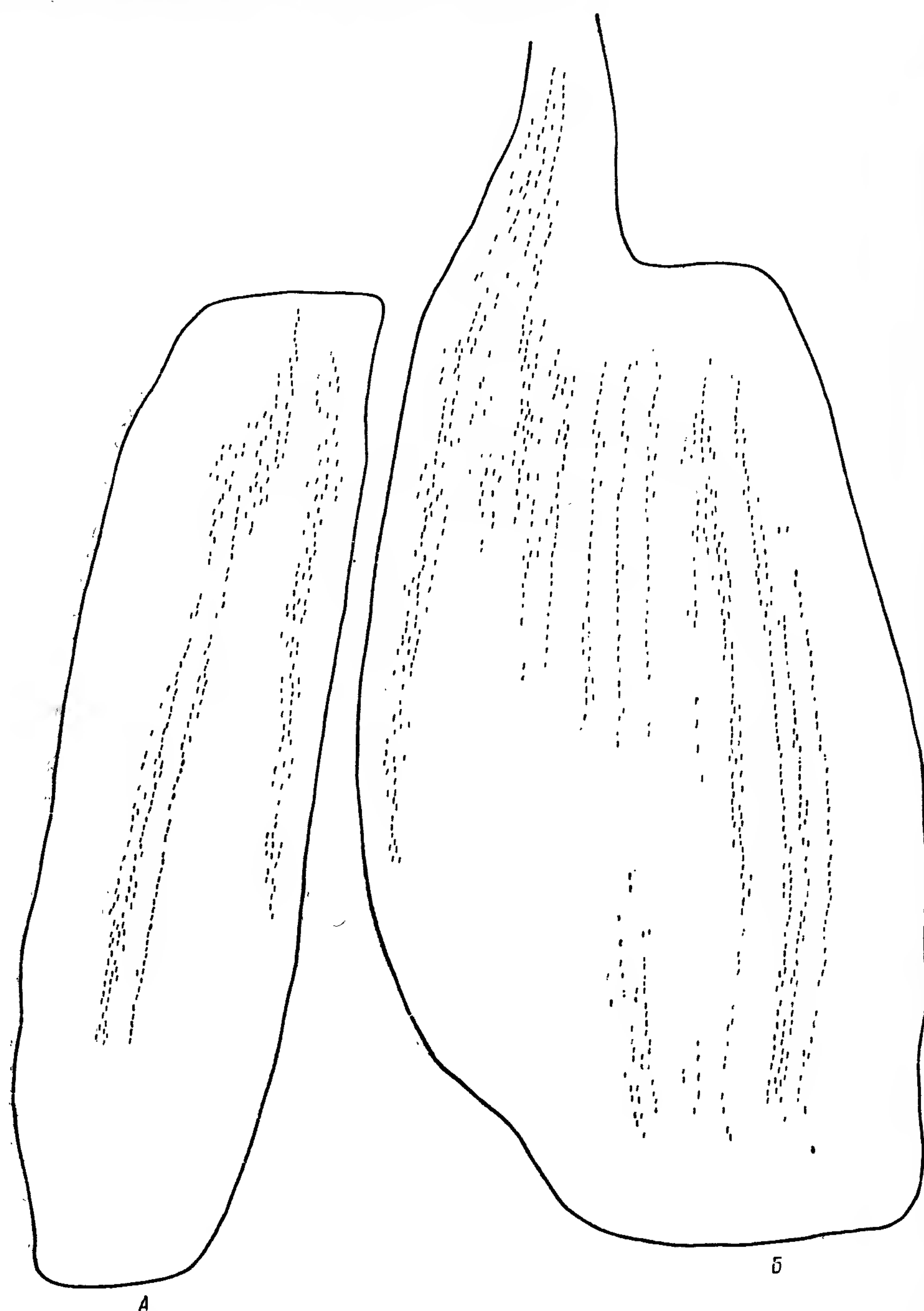


Рис. 1. Распределение устьиц на наружном эпидермисе колосковой чешуи у сорта 'Казахстанская 126'.

А — узкое «крыло» чешуи; *Б* — широкое «крыло».

честве развивались на колосковых чешуях. На колосковой чешуе у сорта 'Казахстанская 126' они в основном занимают самую широкую часть чешуи, ближе к килю, где отсутствуют устьица (рис. 2). В верхней части чешуи эти клетки встречаются очень редко, а по краям почти отсутствуют. В тех местах, где развиваются устьица, окремнелые бугорки встречаются очень редко. Раньше в литературе расположение бугорков близ устьиц вообще отрицалось (Мирославов, 1963; Сыбанбеков, 1965).

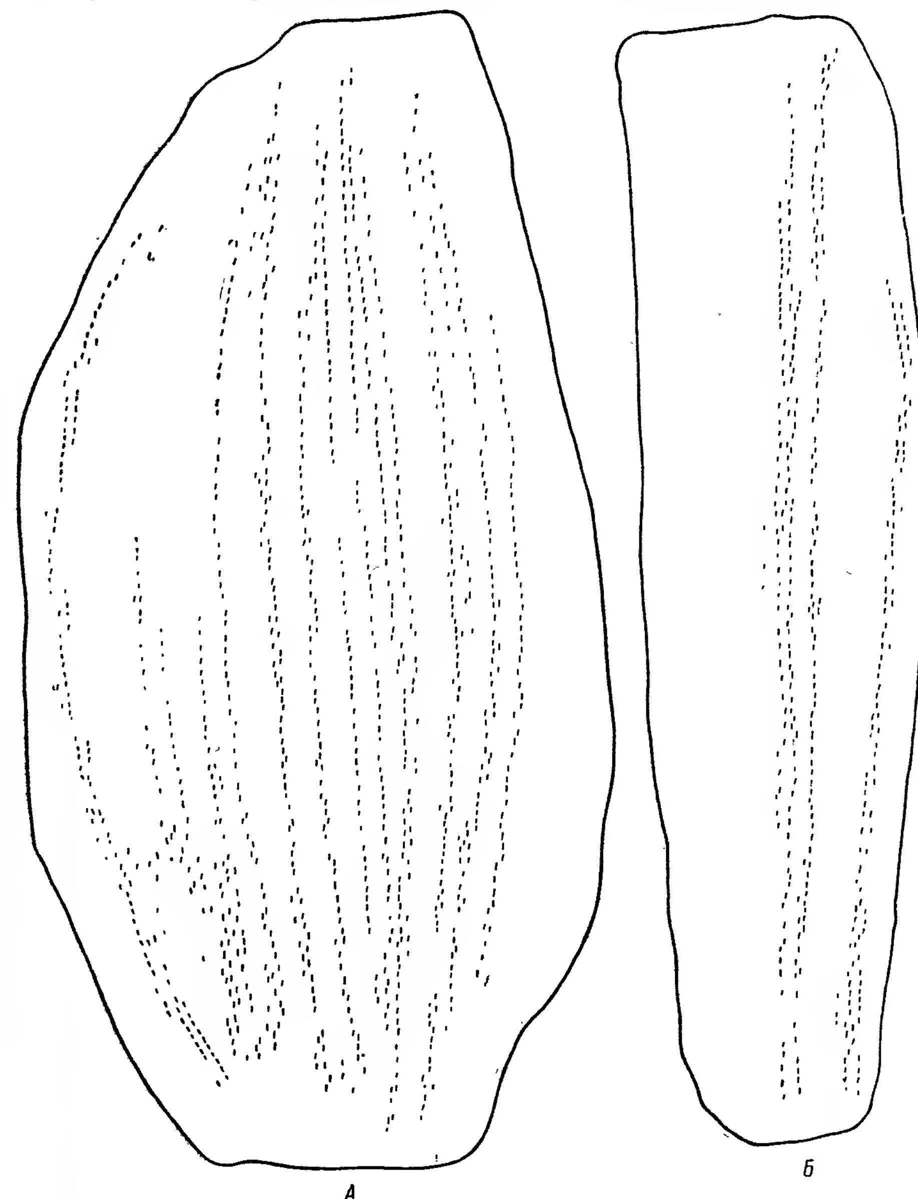


Рис. 3. Распределение устьиц на наружном эпидермисе колосковой чешуи у сорта 'Альбидум 43'.

А — широкое «крыло»; *Б* — узкое «крыло».

Третий характерный элемент структуры эпидермы чешуи — парные клетки — обнаруживает также большое своеобразие в расположении относительно других специализированных клеток эпидермы. У сорта 'Казахстанская 126' парные клетки расположены почти по всей поверхности колосковой чешуи. Однако расположение их значительно более изрежено в тех местах чешуи, в которых особенно много окремнелых бугорков. Менее густо располагаются парные клетки также и в местах наибольшего скопления устьиц.

В отличие от сорта 'Казахстанская 126', у 'Альбидум 43' многочисленные ряды устьиц тянутся по всей длине чешуи (рис. 3).

В соответствии с расположением устьиц, занимающих почти всю поверхность чешуи, окремнелые бугорки на наружной поверхности колосковой чешуи 'Альбидум 43' почти отсутствуют. Парные клетки в эпидерме колосковой чешуи сорта 'Альбидум 43' располагаются примерно так же, как у 'Казахстанской 126'.

Что касается специализированных клеток эпидермы колосковой чешуи у сорта 'Бабило', то нами было проведено лишь предварительное изучение, показавшее, что

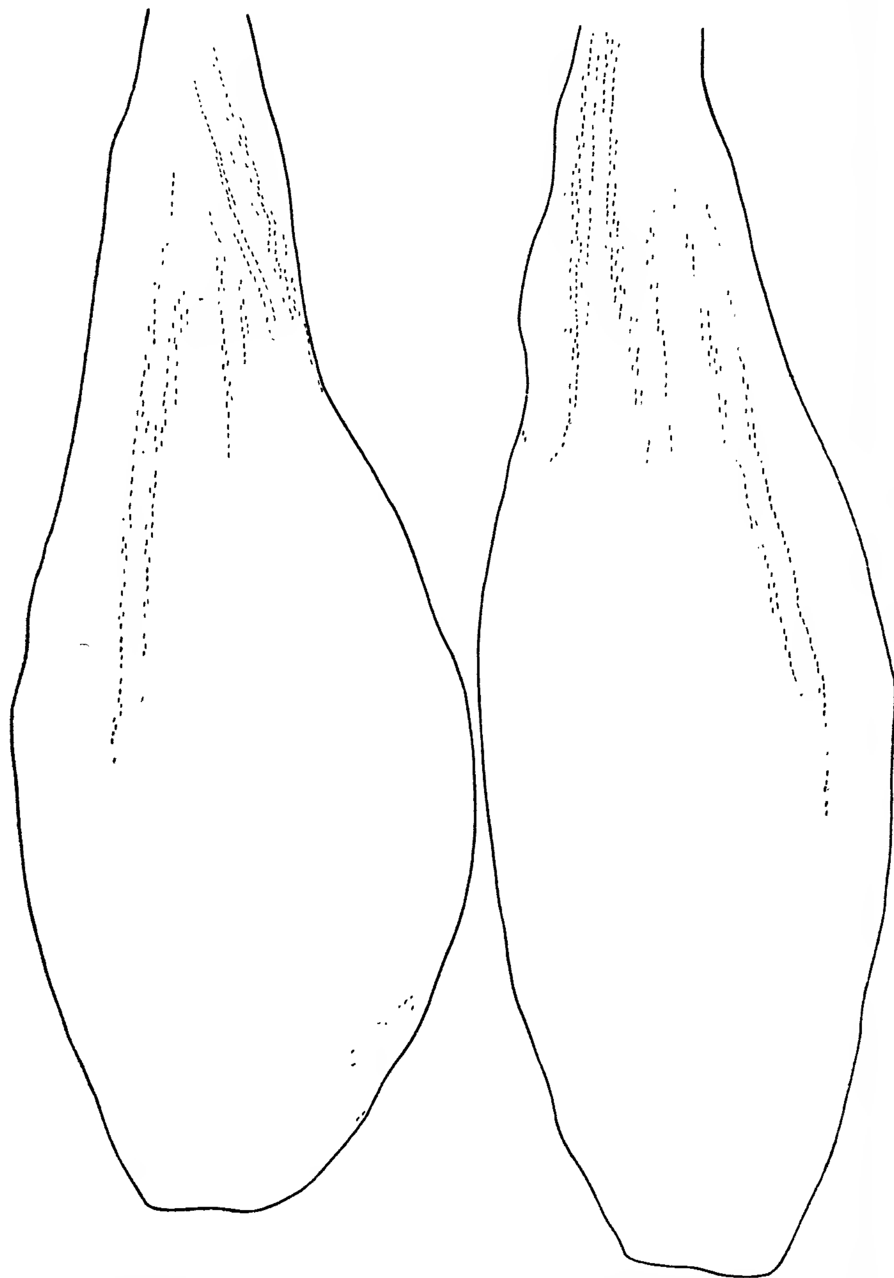
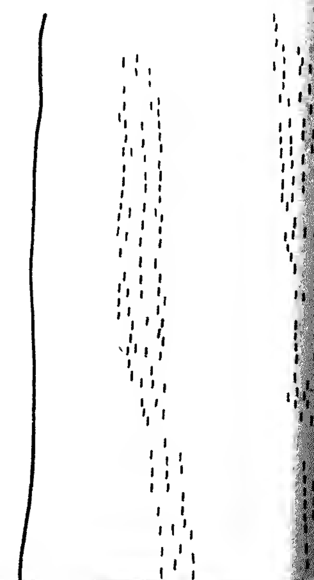


Рис. 4. Распределение устьиц на наружной эпидерме наружной цветковой чешуи у сорта 'Казахстанская 126' (чешуя разрезана на две части).

на поверхности чешуи располагается много устьиц, мало окремнелых бугорков и равномерно рассеяны парные клетки. По расположению элементов эпидермы колосковой чешуи сорт 'Бабило' сходен с сортом 'Альбидум 43'. Колосковые чешуи сорта 'Казахстанская 126' и 'Альбидум 43' по размерам почти не отличаются друг от друга. Предварительный подсчет числа различных специализированных клеток на одну чешую дал следующие результаты. На всю поверхность чешуи у сорта 'Казахстанская 126' приходится: устьиц — 750, парных клеток — 6225, окремнелых бугорков —





шуи — граничат непосредственно с эпидермой.

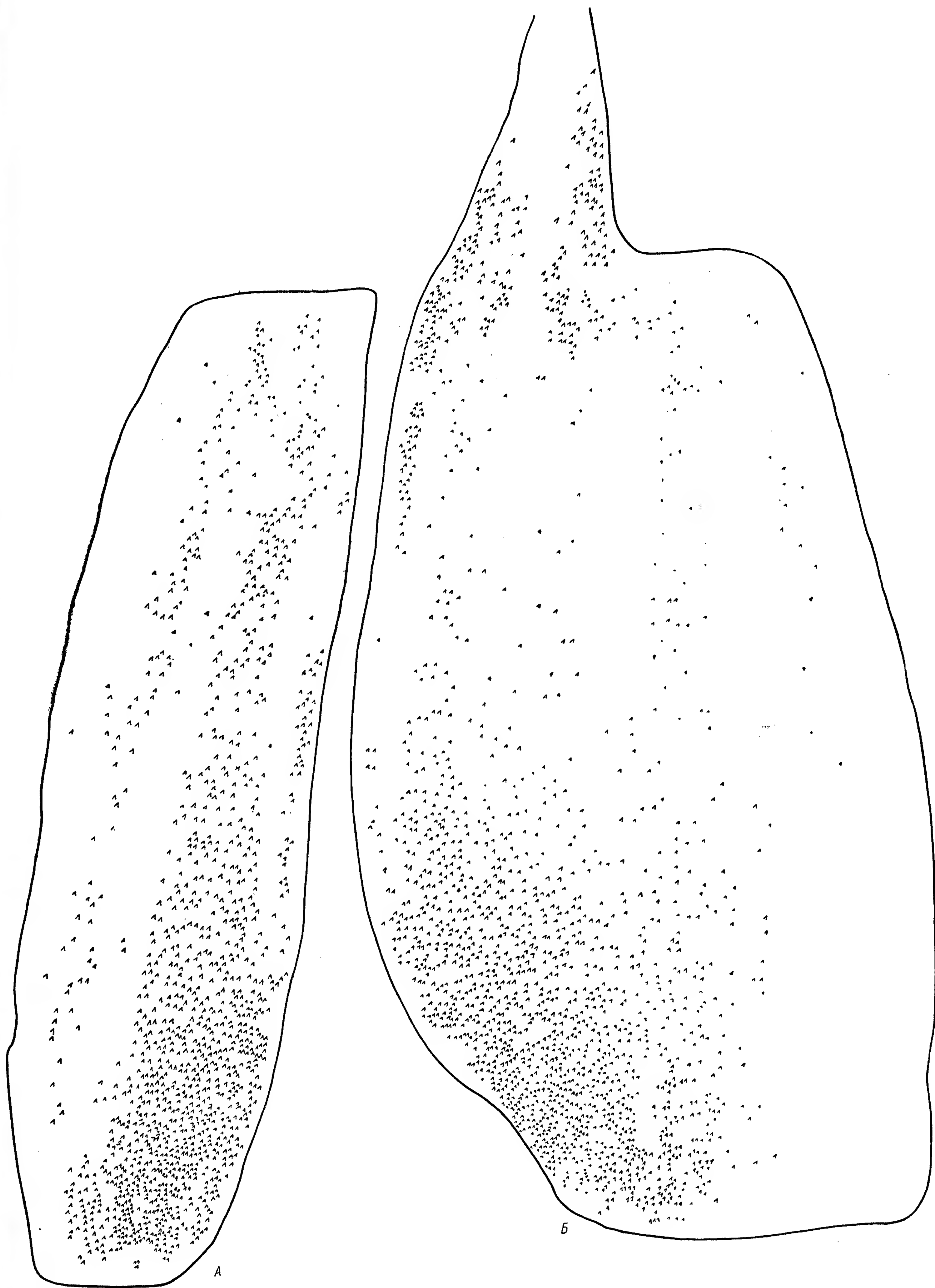


Рис. 2. Распределение окремнелых бугорков на наружной эпидерме колосковой чешуи у сорта 'Казахстанская 126'.
А — узкое «крыло» чешуи; *Б* — широкое «крыло».

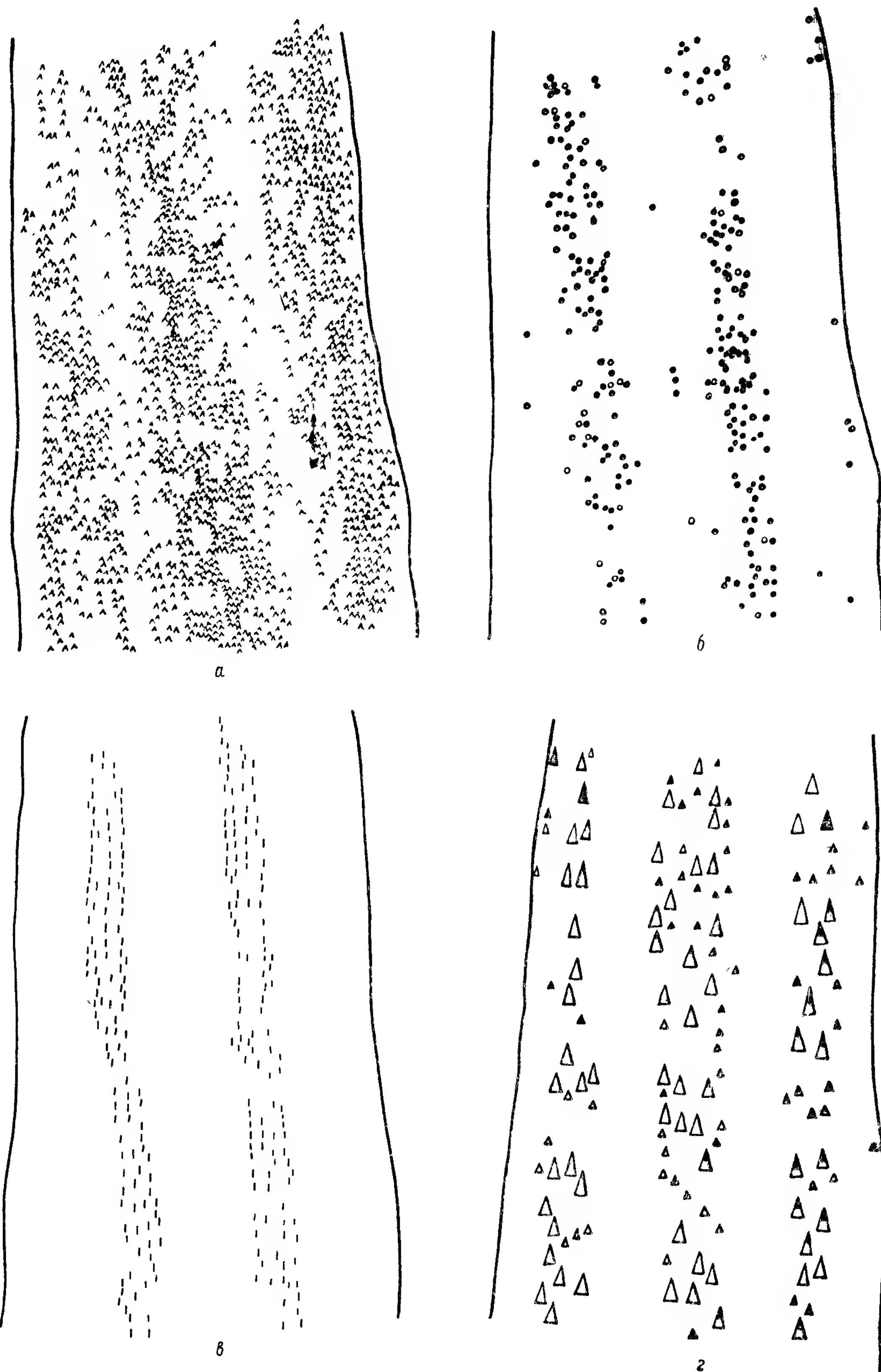


Рис. 5. Распределение окремнелых бугорков (*а*), парных клеток (*б*), устьиц (*в*) и волосков (*г*) на эпидермисе ости наружной цветковой чешуи у сорта 'Казахстанская 126'.

2577; у 'Альбидум 43': устьиц — 1325
ков — 30. Следовательно, у сорта 'Каза
чешуи имеет гораздо меньше устьиц, н
чем у сорта 'Альбидум 43'. В количеств
шой разницы нет.

Наружная цветковая чешуя. В эпид
те же типы клеток, что и в эпидерме ко
ток наблюдается некоторое своеобразие.
бидум 43' и 'Казахстанская 126' усть
чешуи, только по краям ее 2—3 ряда у
численные окремнелые бугорки у обоих
кой части чешуи, так же как у колосков
чешуи бугорков у обоих сортов нет. В
ской 126' в отличие от 'Альбидум 43' д
местами даже вкраплены среди устьи

Что касается парных клеток, то на
номерно.

По числу специализированных клето
наружные цветковые чешуи двух сортов
чем колосковые чешуи. Так, на цветк
ская 126' 570 устьиц, у сорта 'Альби
ственно 6820 и 5738; парных клеток 4

Наружная цветковая чешуя сорт
Эпидерма ости состоит из тех же типов
лению, нам не удалось получить плено
этому мы приводим только фрагмент п
ции различных клеток у эпидермы ос
ность, которая была отмечена для чеш
(рис. 5, *а*) располагаются чередующим
ствуют в местах, занятых окремнелым
совпадает с локализацией окремнелых

Подсчет показывает, что ость ха
устьиц и окремнелых бугорков на ед
щего сорта. В то же время парных кл
в чешуе.

Приведенный материал позволяет
тип таких важных элементов структ
бугорки: те и другие занимают раз
ности; только в редких случаях у
горки были вкраплены между усты
разный «рисунок» эпидермы, опред
клеток.

Возникает вопрос, чем определяет
дермальных структур, в чем заклю
в локализации специализированных

Для решения этих вопросов необх
чешуи с ее внутренним строением.

2. Расположение хлоре
в

Колосковая чешуя. На рис. 6 пр
чешуи сорта 'Казахстанская 126' в е
(рис. 6, *г*) приводится общий вид чеш
участки поверхности, занятые устьиц
установить непосредственную связь х
тур с расположением внутренних тка
чаем несколько типов тканей, различ
ниях.

В предыдущей работе мы уже к
тканей в чешуях трех изучаемых нами
мы хотели бы обратить внимание на
тканей, как хлоренхима и так называе
чительной степени чешую.

В верхней части колосковой чеш
нимает довольно значительную (до 1/
тырьмя неравными островками (рис.
дерме. В средней части чешуи хлорен
дермой, в значительной же части остр
отделены от обеих эпидерм нескольки
вание чешуи характеризуется глубок
тяжении. Только отдельные островки
шуи — граничат непосредственно с э

2577; у 'Альбидум 43': устьиц — 1325; парных клеток — 6027, окремнелых бугорков — 30. Следовательно, у сорта 'Казахстанская 126' наружная эпидерма колосковой чешуи имеет гораздо меньше устьиц, но во много раз больше окремнелых бугорков, чем у сорта 'Альбидум 43'. В количестве парных клеток у того и другого сорта большой разницы нет.

Наружная цветковая чешуя. В эпидерме наружной цветковой чешуи присутствуют те же типы клеток, что и в эпидерме колосковой чешуи, но в расположении этих клеток наблюдается некоторое своеобразие. В наружной цветковой чешуе у сортов 'Альбидум 43' и 'Казахстанская 126' устьица в основном приурочены к верхней части чешуи, только по краям ее 2—3 ряда устьиц доходят до ее середины (рис. 4). Многочисленные окремнелые бугорки у обоих сортов расположены в средней самой широкой части чешуи, так же как у колосковой чешуи сорта 'Казахстанская 126'; по краям чешуи бугорков у обоих сортов нет. В верхней части цветковой чешуи у 'Казахстанской 126' в отличие от 'Альбидум 43' довольно много окремнелых бугорков, которые местами даже вкраплены среди устьиц.

Что касается парных клеток, то на цветковых чешуях они располагаются неравномерно.

По числу специализированных клеток эпидермы, так же как и по их расположению, наружные цветковые чешуи двух сортов отличаются друг от друга значительно меньше, чем колосковые чешуи. Так, на цветковой чешуе мы насчитали у сорта 'Казахстанская 126' 570 устьиц, у сорта 'Альбидум 43' — 750; окремнелых бугорков соответственно 6820 и 5738; парных клеток 4972 и 5165.

Наружная цветковая чешуя сорта 'Казахстанская 126' имеет длинные ости. Эпидерма ости состоит из тех же типов клеток, что и эпидерма чешуи (рис. 5). К сожалению, нам не удалось получить пленок с отпечатками всей поверхности ости, а поэтому мы приводим только фрагмент поверхности ости у ее основания. В расположении различных клеток у эпидермы ости наблюдается в основном та же закономерность, которая была отмечена для чешуи: устьица (рис. 5, *в*) и окремнелые бугорки (рис. 5, *а*) располагаются чередующимися рядами; парные клетки (рис. 5, *б*) отсутствуют в местах, занятых окремнелыми бугорками. Локализация волосков (рис. 5, *г*) совпадает с локализацией окремнелых бугорков.

Подсчет показывает, что ость характеризуется значительно большим числом устьиц и окремнелых бугорков на единицу поверхности, чем чешуя соответствующего сорта. В то же время парных клеток в эпидерме ости значительно меньше, чем в чешуе.

Приведенный материал позволяет отметить своеобразную корреляцию в развитии таких важных элементов структуры эпидермы, как устьица и окремнелые бугорки: те и другие занимают различные, вполне определенные участки поверхности; только в редких случаях у 'Казахстанской 126' отдельные окремнелые бугорки были вкраплены между устьицами. Различным формам пшеницы свойствен разный «рисунок» эпидермы, определяемый расположением специализированных клеток.

Возникает вопрос, чем определяется тот или иной характер распределения эпидермальных структур, в чем заключается причина наблюдаемой закономерности в локализации специализированных клеток на поверхности чешуи?

Для решения этих вопросов необходимо сопоставить структуру покровной ткани чешуи с ее внутренним строением.

2. Расположение хлоренхимы и гидроцитной ткани в чешуях

Колосковая чешуя. На рис. 6 приведены схемы поперечных срезов колосковой чешуи сорта 'Казахстанская 126' в ее верхней, средней и нижней частях. Тут же (рис. 6, *г*) приводится общий вид чешуи с наружной поверхности (заштрихованные участки поверхности, занятые устьицами). Изучение поперечных срезов позволяет установить непосредственную связь характера расположения эпидермальных структур с расположением внутренних тканей. В развитых чешуях мы отчетливо различаем несколько типов тканей, различных в структурном и функциональном отношениях.

В предыдущей работе мы уже касались вопроса о расположении проводящих тканей в чешуях трех изучаемых нами сортов (Сыбанбеков, 1965). В настоящей статье мы хотели бы обратить внимание на взаимное расположение и соотношение таких тканей, как хлоренхима и так называемая «гидроцитная ткань», выполняющих в значительной степени чешую.

В верхней части колосковой чешуи сорта 'Казахстанская 126' хлоренхима занимает довольно значительную (до 1/3) часть поперечного среза, располагаясь четырьмя неравными островками (рис. 6, *а*), непосредственно примыкающими к эпидерме. В средней части чешуи хлоренхима лишь в отдельных местах граничит с эпидермой, в значительной же части островки хлоренхимы отодвинуты в глубь чешуи и отделены от обеих эпидерм несколькими слоями гидроцитных клеток (рис. 6,*б*). Основание чешуи характеризуется глубоким залеганием хлоренхимы почти на всем протяжении. Только отдельные островки этой ткани — главным образом по краям чешуи — граничат непосредственно с эпидермой.

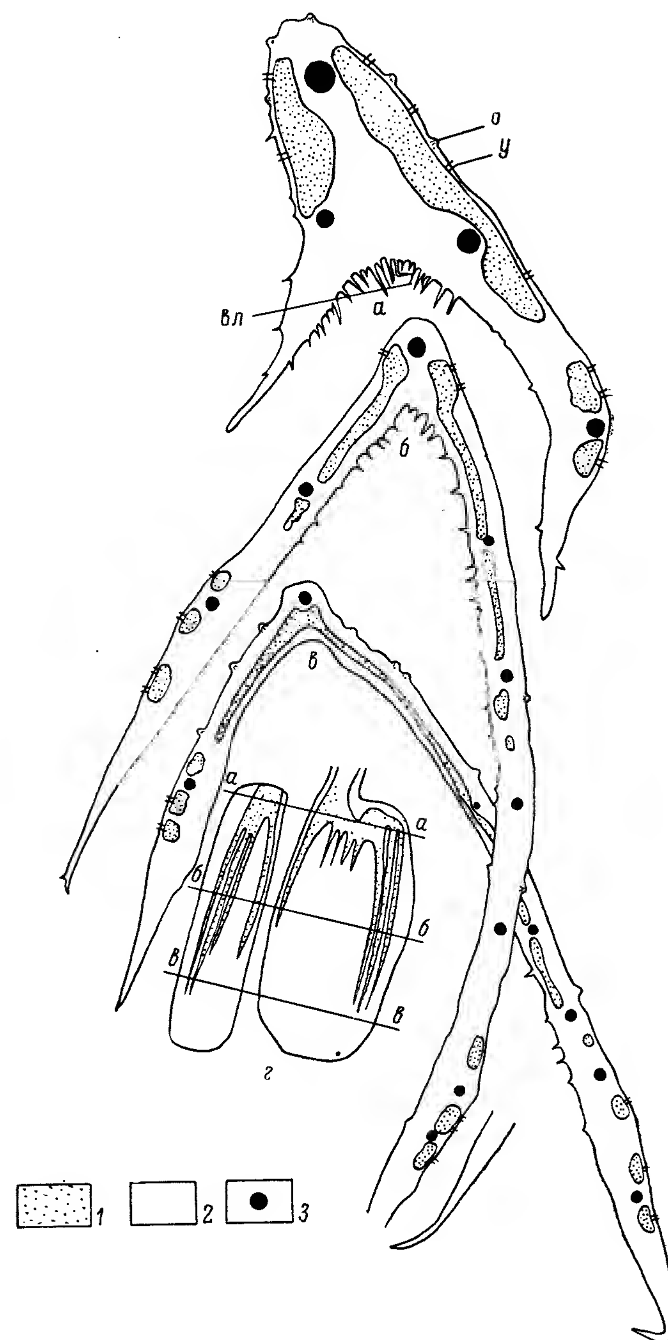


Рис. 6. Схема распределения внутренних тканей в колосковой чешуе у сорта 'Казахстанская 126'.

а—в — поперечные срезы чешуи: *а* — верхней части, *б* — средней части, *в* — нижней части; *г* — поверхность чешуи с участками, занятыми устьицами (разрез через киль); *1* — хлоренхима, *2* — гидроцитная ткань, *3* — проводящие пучки; *о* — окремнелые бугорки; *у* — устьица, *вл* — волоски.

В отличие от сорта 'Казахстанская 126', колосковая чешуя двух других сортов — 'Альбидум 43' и 'Бабило' — характеризуется поверхностным расположением хлоренхимы почти на всем протяжении чешуи (рис. 7). Довольно массивные тяжи хлоренхимы пересекают чешую вдоль, проецируясь на поверхности в виде темно-зеленых параллельных полос. У сорта 'Альбидум 43', а в особенности у 'Бабило' эти широкие темно-зеленые полосы тянутся вдоль всей поверхности колосковой чешуи (рис. 7, *г*); у сорта 'Казахстанская 126' почти вся чешуя имеет зеленовато-серую окраску и только

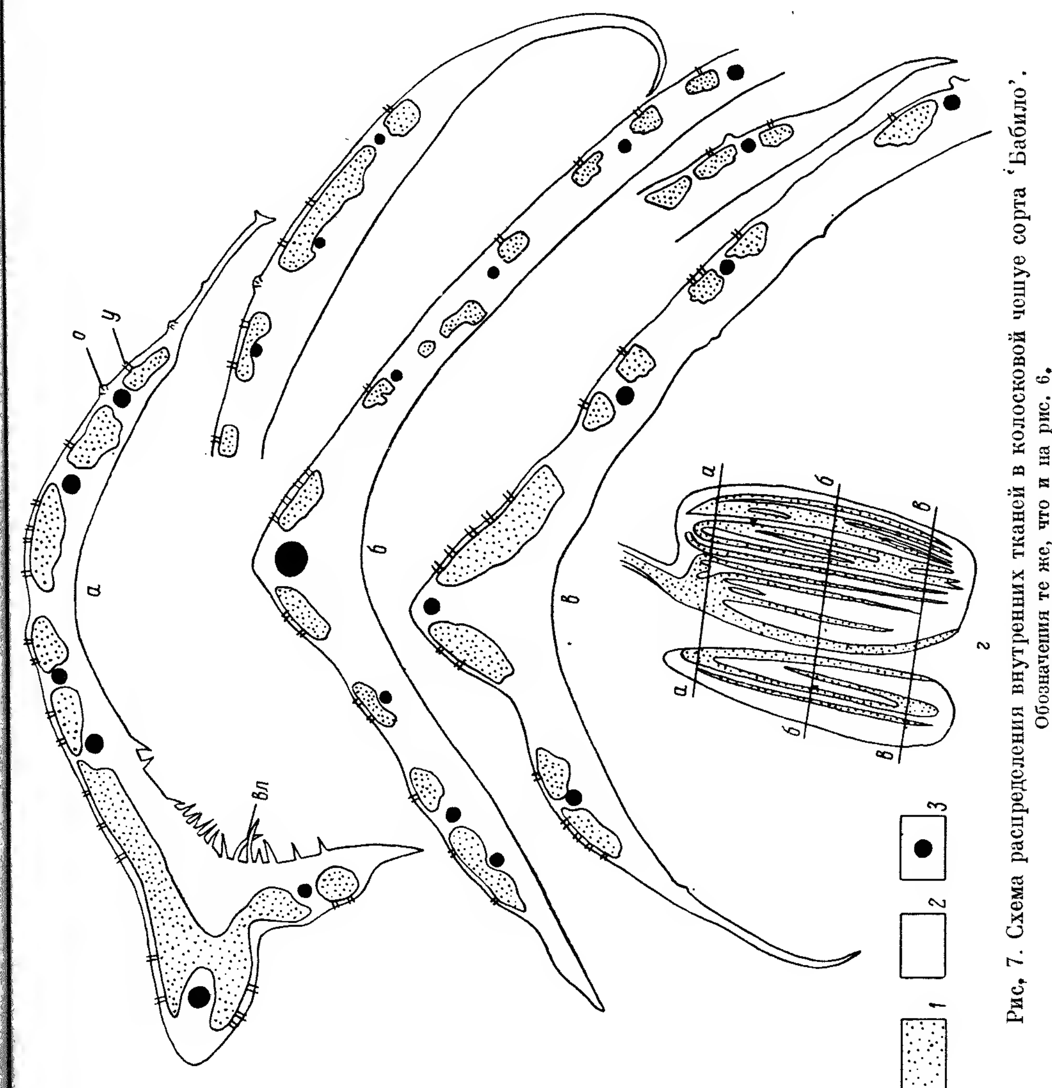


Рис. 7. Схема распределения внутренних тканей в колосковой чешуе сорта 'Бабило'.
Обозначения те же, что и на рис. 6.

в верхней ее части и примерно до середины чешуи по краям выступают темно-зеленые полосы, обусловленные расположенными в этих местах под эпидермой массивными участками хлоренхимы (рис. 6, *г*).

Цветковая чешуя. При большом различии во взаимном расположении тканей, у колосковых чешуй в строении цветковых чешуй различных сортов пшеницы есть много общего. По расположению хлоренхимы цветковые чешуи (рис. 8) всех трех сортов напоминают колосковую чешую сорта 'Казахстанская 126'. Только в верхней части цветковых чешуй и по их краям в средней части у всех сортов хлоренхима непосредственно соприкасается с эпидермой и представлена довольно крупными массивами. На протяжении же всей остальной части чешуи хлоренхима глубоко погружена в гидроцитную ткань, располагаясь несколько ближе к адаксиальной стороне чешуи, и представлена тонким слоем 2—3-клетной толщины. Соответственно такому расположению хлорофиллоносной паренхимы на поверхности чешуй на общем сером фоне выступают отчетливые зеленые полосы.

Заключение

В эпидерме колосковых и цветковых чешуй трех сортов пшеницы обнаружены одни и те же элементы, но их относительное расположение и количество различны. Эти признаки могут быть использованы для характеристики сортов.

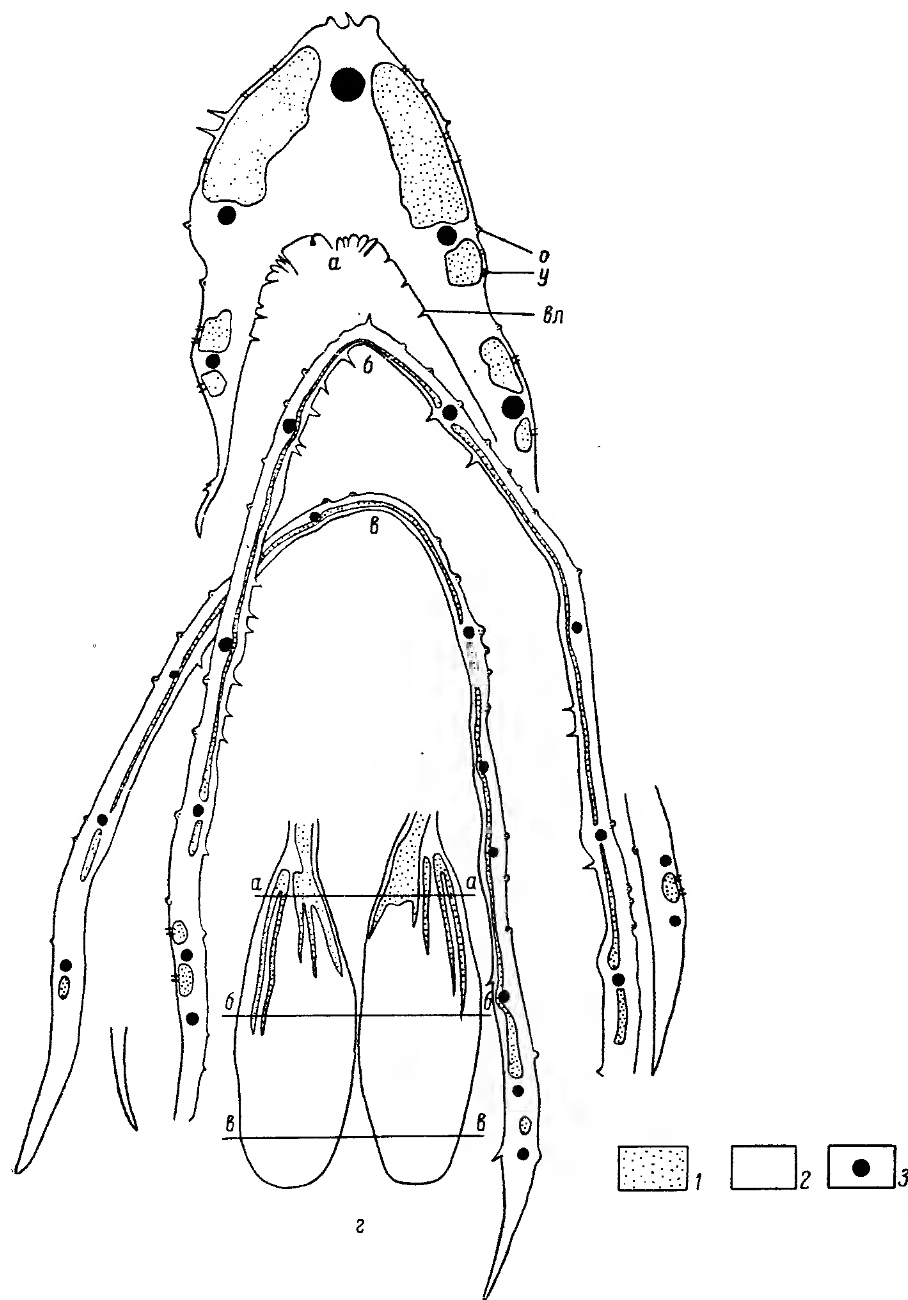


Рис. 8 Схема распределения внутренних тканей в цветковой чешуе у сорта 'Казахстанская 126'.

Обозначения те же, что и на рис. 6.

Сопоставление структуры эпидермы с внутренним строением колосковых и цветковых чешуй показывает, что распределение специализированных элементов в эпидерме не является случайным. Как показано рядом исследователей (Zoebl u. Mikosch, 1892; Schmidt, 1896; Schulte, 1955; Мирославов, 1963; Сыбанбеков, 1965), чешуи колоса пшеницы выполняют такие важные функции, как фотосинтез и транспирация. Изучение анатомического строения чешуй обнаружило, что структура чешуй приспособлена к выполнению этих важнейших функций. В этих органах различаются три основные системы тканей: развитая сеть проводящих пучков, хлоренхима и особенно хорошо развитая система гидроцитной ткани. Эпидерма чешуй представляет собой довольно сложную в структурном отношении ткань, включающую различные специализированные элементы, связанные с внутренними тканями общими функциями.

Вполне закономерным поэтому является то обстоятельство, что устьица приурочены к участкам хлоренхимы, непосредственно примыкающим к эпидерме. Мы указывали выше, что тяжи хлоренхимы, проходящие непосредственно под эпидермой, проецируются на поверхности чешуи в виде параллельных полос темно-зеленого цвета. Эти полосы точно обозначают участки поверхности, занятые устьицами. Там, где хлоренхима, как это имеет место у сорта 'Казахстанская 126', располагается глубоко в чешуе, будучи отделена от эпидермы слоями гидроцитной ткани, устьица не развиваются.

Естественно, что условия функционирования хлоренхимной ткани, «погруженной» в гидроцитную паренхиму, отличаются от условий, в которых находится хлоренхима, расположенная непосредственно под эпидермой. И, по-видимому, не случайно «погруженную» хлоренхиму мы встречали у засухоустойчивого сорта 'Казахстанская 126'.

Нельзя не обратить также внимания на наличие совершенно определенной корреляции в локализации устьиц и окремнелых бугорков. Окремнелые бугорки в большом числе возникают в эпидерме колосковой чешуи сорта 'Казахстанская 126' и располагаются в тех местах поверхности, которые не заняты устьицами. Под участками эпидермы, не занятыми устьицами, располагается гидроцитная ткань. Окремнелые бугорки являются, таким образом, одним из элементов системы гидроцитных тканей, обеспечивая их «выход» на поверхность органа. Если учесть, что окремнелым бугоркам приписывается функция транспирации (Александров и Александрова, 1940; Мирославов, 1963), то наличие у сорта 'Казахстанская 126' большого количества этих образований при относительно пониженном числе устьиц может объяснить их высокую транспирационную активность.

Фактором, сильно влияющим на интенсивность процессов фотосинтеза и транспирации у сорта 'Казахстанская 126', являются ости колосковых и особенно ости наружных цветковых чешуй. Как показывают наши данные, ости у этого сорта обладают весьма высокой транспирацией. И физиологической характеристике остей как органов фотосинтеза и транспирации вполне соответствует их структура: наличие хлоренхимы, занимающей 1/3 часть площади поперечного сечения ости; над хлоренхимой в эпидерме расположены многочисленные ряды устьиц, чередующиеся с рядами окремнелых бугорков и парных клеток: вся поверхность ости густо покрыта волосками.

Итак, проведенные исследования показали, что различные формы пшеницы отличаются по анатомическому строению колосковых и цветковых чешуй; особенности их структуры оказывают существенное влияние на функциональную активность этих органов.

В заключение выражаю глубокую благодарность М. Ф. Даниловой, под руководством которой проведена эта работа.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1940). Распределение и строение ассимиляционной ткани в колосе пшеницы. ДАН СССР, XXVII, 5. — Александров В. Г. и А. В. Добротворская. (1959). Физиологическая анатомия эпидермы листоподобных органов колоса пшеницы. Бот. журн., 6. — Берхин Ю. И. (1963). Анатомия вегетативных органов двух тетраплоидных видов пшеницы. Бот. журн., 9. — Корчагина Н. И. (1965). Опыты интродукции в Хибинах эфемеров Средней Азии. Автореф. диссерт., БИН, Л. — Мирославов Е. А. (1963). О структурных особенностях колоса пшеницы в связи с водным режимом растений. Бот. журн., 12. — Петрова Л. Р. (1958). Развитие и анатомо-морфологические особенности цветковых чешуй у *Triticum*. Бот. журн., 8. — Сыбанбеков К. Ж. (1965). К вопросу о функциональном значении чешуи колоса у пшеницы. Бот. журн., 12. — Prat H. (1932). L'epiderma des Graminées. Etude anatomique et systematique. Ann. Sci. Nat. Bot., 10, ser. 14.— Schmidt B. (1896). Bau und Functionen der Graunen unserer Getreidearten. Bot. Centralbl., 76. — Schulte H. K. (1955). Untersuchungen zur Genetik und zur physiologischen Funktion der Graune bei der Gerste. Zeitschr. Pflanzenzucht., 34. — Zoebl A. (1889). Der anatomische Bau der Fruchtschale der Gerste. Verhandl. naturforsch. Vereines in Brünn., 27. — Zoebl A. u. C. Mikosch. (1892). Die Function der Graunen der Gerstenahre. Sitzungsber. Kaiserl., Akad. Wissensch.

Казахстанский
педагогический институт им. Абая,
г. Алма-Ата.

(Получено 11 V 1966).

УДК 581.526.3/581.526.33/.35 : 581.9 (234.92) (479.255)

А. М. Барсегян

К ПОЗНАНИЮ ВОДНО-БОЛОТНОЙ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГОРНЫХ РАЙОНОВ АРМЕНИИ

С 2 рисунками

A. M. BARSEGIAN. A CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF AQUATIC-HELOPHYTIC FLORA AND VEGETATION OF THE MOUNTAINOUS REGIONS OF ARMENIA

Растительность Армении представляет весьма пеструю картину. Благодаря разнообразию физико-географических условий (рельефа, климата и почв) территория Армении характеризуется чрезвычайно разнообразными растительными сообществами, начиная от высокогорных альпийских ковров и кончая полупустынными, лесными и фриганоидными типами растительности.

В растительном покрове Армении, как и в других горных районах Кавказа, наименьшую площадь занимает водно-болотная растительность. Сильно расчлененный рельеф горных районов Армении в целом не благоприятствовал образованию болот, но разнообразные тектонические впадины, котловины, вулканические кратеры, впоследствии заполнявшиеся водой, заселились водно-болотной растительностью.

На формирование водно-болотной флоры и растительности Армении огромное влияние оказало и оледенение на Малом Кавказе в начале и в конце четвертичного периода (Маруашвили, 1939; Думитрашко, 1949; Габриелян, 1951). Воздействие ледников на формирование водно-болотной растительности обусловлено прежде всего выработкой определенного рельефа, а именно ледниковых озер, цирков и др.

После отступления ледников днища многих пониженных форм рельефа явились очагами развития болотной растительности, включающей ряд проникавших с севера водно-болотных растений.

В настоящее время горные болота и водоемы Армении, отражая послеледниковый этап развития флоры и растительности, характеризуются довольно ясно выраженной бореальной флорой.

Водно-болотную растительность горной Армении в высотном отношении можно подразделить на 2 пояса. Первый пояс составляют болота и озера, расположенные в высокогорных областях Армении, а именно в субальпийском и альпийском поясах. К этим поясам мы условно относим все болота и озера, расположенные выше 2000 м над ур. м. Ко второму поясу относятся все болота и озера средней горной полосы в пределах от 1000 до 2000 м.

Абсолютная высота и характер рельефа оказывают большое влияние на распределение водно-болотной растительности. Каждый высотный уровень в горах имеет свой собственный климат и рельеф, в силу чего он производит дифференцирующее воздействие на состав флоры, растительности и характер заторфовывания.

Несмотря на то что количество осадков с высотой увеличивается, распространение болотной растительности с подъемом в горы обычно лимитируется расчлененностью рельефа.

Болотная растительность высокогорных областей Армении

«Нужно отметить, что болотная и водно-болотная растительность Кавказа, особенно в его горных частях, исследована слишком мало и нуждается в дальнейшем углубленном изучении». Эти слова, сказанные крупным знатоком флоры и растительности Кавказа А. А. Гроссгеймом в 1948 г., не потеряли своего значения для Армении до сих пор. Основной причиной малой изученности высокогорных болот, особенно Армении, являются их небольшие площади, не превышающие 1—2 га.

Болота не занимают крупных площадей и не играют значительной роли в высокогорном растительном ландшафте, но, как показали наши исследования, они выделяются стабильностью флористического состава образуемых ими ценозов. Высокогорные болота можно встретить почти во всех районах Армении. Приурочены они к высокогорным ледниковым озерам, к выходам ключей на склонах, к ложбинам со слабым стоком и днищам глубоких ущелий. Такое разнообразие условий болотообразования не могло не отразиться и на составе болотной растительности, характеризующейся большим фитоценотическим и флористическим разнообразием.

Основным типом высокогорных болот Армении являются висячие болота. С висячими ключевыми болотами Армении мы сталкивались несколько раз в Гукасянском, Азизбековском, Сисианском и, наконец, в Мегринском районах. В последнем месте они наиболее характерны и занимают значительные площади. Местом образования висячих болот являются маломощные ключевые источники, выходящие из трещин базальтовых пород. Медленно стекая по склону горы, они способствуют заболачиванию крутых склонов. Ввиду постоянного функционирования родников, питающих висячие болота, последние, несмотря на неблагоприятные топографические условия, довольно устойчивы, хотя процессы болотообразования и не развиваются с такой интенсивностью, как в условиях пологого рельефа.

Один из наиболее характерных для Армении массивов таких болот расположен в Мегринском районе на горе Чкнавор. В общей цепи соседних гор Чкнавор имеет значительную приподнятость — выше 3000 м над ур. м. Болота расположены на высоте 2500—2800 м.

В фитоценотическом отношении растительность висячих болот горы Чкнавор довольно разнообразна. Здесь можно выделить 5 формаций: осоковую, осоково-ситниковую, блисмусовую, калужницевую и гигрофитно-моховую. Из них наиболее распространенной по площади является осоковая формация, затем осоково-ситниковая. Меньшую площадь занимают калужницевые и моховые сообщества.

Осоковая формация развивается на менее крутых и сильно увлажненных склонах. Травостой здесь низкорослый, не превышает 30—35 см высоты, степень покрытия почвы 100%. Почва под осочниками слаботорфянистая, подстилаемая песчаниками и продуктами выветривания базальтов. В травостое господствуют низкорослые *Carex dacica*, *C. vaginata*, *C. dichroandra*, *C. leporina*. Трудно сказать, какие из них более обильны, потому что доминирующее положение на разных участках болот переходит то к одному, то к другому виду. Разнотравье представлено небольшим числом видов и почти всегда занимает подчиненное положение в травостое. Наиболее часто встречающимися компонентами осоковых болот являются *Stellaria persica*, *Myosotis propinqua*, *Primula auriculata*, *Epilobium palustre*, *Orchis iberica*, *O. triphylla*, *Parnassia palustris*, *Blysmus compressus*, *Deschampsia caespitosa*.

Осоково-ситниковая формация развивается в периферических, менее увлажненных местах. Доминируют ситники: *Juncus inflexus*, *J. compressus*, *J. articulatus*, *J. filiformis*. Они вместе с осоками (*Carex leporina*, *C. vaginata*), ожикой (*Luzula multiflora*) и гигрофильными злаками образуют переходные группировки, в которых, помимо вышеуказанных растений, встречаются *Juncus bufonius*, *Carex dacica*, *Alopecurus armenus*, *Poa trivialis*, *Glyceria plicata*, *Deschampsia caespitosa*, *Trifolium trichocephalum*, *Polygonum carneum*, *Euphrasia pectinata*, *Pyrethrum punctatum*, *Alectorolophus minor*, *Alchimilla diversipes*.

Блисмусовая формация. Болота с участием или преобладанием *Blysmus compressus* на массиве горы Чкнавор занимают небольшую площадь. На его произрастание ключевой режим воздействует наиболее благоприятно. Наши наблюдения как на исследованном участке, так и в высокогорном районе Айридже показали, что блисмусовые болота тесно связаны с осоковыми. Экологически осоковые болота близки к блисмусовым, но не имеют широкого распространения. По сравнению с блисмусом осоки в избыточно увлажняемых местах обладают гораздо большей жизненностью, что и способствует их распространению. Блисмусовая формация представлена двумя близкими ассоциациями: чистой блисмусовой и смешанной травяно-блисмусовой. Первая из них состоит в основном из яруса *Blysmus compressus* с незначительным участием *Carex dacica*, *Luzula multiflora*, *Triglochin palustris*, *Myosotis propinqua*. Вторая, кроме вышеотмеченных растений, включает *Ranunculus acutilobus*, *Euphrasia pectinata*, *Alopecurus armenus*, *Orchis sanasunitensis*, *Polygala transcaucasica*, *Polygonum carneum*, *Pyrethrum punctatum*.

Калужницевая формация развивается в сравнительно узкой полосе вдоль течения ключевых вод. Основным компонентом, формирующим эти ценозы, является *Caltha polypetala*. В различных участках к ней присоединяются *Cardamine uliginosa*, *Glyceria plicata*, *Ranunculus repens*, *Veronica anagalis-aquatica*, *Schoenoplectus setaceus*, *Roripa austriaca*, *Heracleum trachyloma*, из мхов — *Marschantia polymorpha*, *Cratoneurum commutatum*, *Bryum schleicheri*, *Brachythecium rivulare*. Калужницевые болота с варьирующим флористическим составом разнотравья встречаются и в других высокогорных районах Армении. К ним оказались приуроченными некоторые другие растения нашей флоры: *Sagina saginoides*, *S. procumbens*, *Comarum palustre*, *Trollius patulus*, *Carex caespitosa*, *Valeriana officinalis*, *Chamaenerium stevenii*.

Моховые сообщества. В формировании растительных группировок висячих болот не менее существенная роль принадлежит и мхам. Они принимают значительное участие в различных растительных группировках болот. Разрастаясь очень быстро, мхи способствуют накоплению влаги, создавая тем самым благоприятные в экологическом смысле условия для расширения территории ключевых болот. Моховые сообщества более или менее сильно развиты близ ключевых источников горы Чкнавор. Моховой покров образуется ниже выходов ключей на слабо разложившихся торфянистых почвах. Моховой покров разреженный, пятнистый. Мхи, как правило, образуют монодоминантные заросли, редко превышающие 2 м². Во флористическом отношении моховой покров довольно богат; только лишь на горе Чкнавор нами зарегистрировано 12 видов гидрофильных мхов: *Marschantia polymorpha*, *Bryum schleicheri*, *B. pseudotriquetrum*, *Brachythecium rivulare*, *Sphagnum girgensohnii*, *Mnium rugicum*, *Philonotis fontana*, *Ph. fontana* f. *aristinervis*, *Cratoneurum decipiens*, *C. commutatum* v. *falcatum*, *Campylium protensum*, *Drepanocladus* sp.

В приведенном списке обращает на себя внимание наличие *Sphagnum girgensohnii*. Как известно, ключевые воды, содержащие то больше, то меньше извести, не способствуют произрастанию сфагновых мхов. Сфагнум, избегающий ее, непосредственно на ключевых болотах не растет. По В. Н. Сукачеву (1926), сфагновые мхи на ключевых болотах поселяются лишь тогда, когда накапливается достаточное количество торфа, благодаря чему поверхность болот находится в условиях питания только атмосферной влагой; но это не характерно для описанных нами болот. В Армении, кроме нашей находки, болота со сфагнумом (*Sphagnum fimbriatum*) были обнаружены и Э. Н. Кара-Мурзой (1931) в ущелье Гризор Агмаганского хребта на высоте около 2700 м.

Вскользь указывает на присутствие сфагнового мха (не называя вида) на горных болотах Базыр-Ханы Гукасянского района в северо-западной части Армении и А. К. Магакьян (1941). Л. И. Савич-Любицкая (1952) для территории СССР приводит 43 вида сфагнов. Из них на Кавказе произрастают 25 видов, в Предкавказье — 17, в Западном Закавказье — 13, Восточном Закавказье — 8 и в Южном Закавказье — 1.

Такое ограниченное количество мхов на высокогорных болотах Армении, возможно, объясняется недостаточной изученностью этих болот. Это дает нам основание думать, что далеко не все сфагновые мхи Армении известны. Недавнее нахождение *Sphagnum girgensohnii* [1] на горе Чкнавор является тому хорошим доказательством.

В высокогорной зоне Армении происходят и вторичные болотообразовательные процессы. Основной очаг такого рода заболачивания расположен на территории совхоза Айриджи. Плато Айриджи в Мартунинском районе занимает большую площадь на высоте от 2200 до 2700 м над ур. м. Главным типом растительности этого плато являются природные луга, занимающие значительные площади как на самой территории совхоза, так и на Варденисском хребте. По данным О. М. Зедельмейер (1931, 1933), болота занимали здесь лишь более или менее узкие пояса вокруг рек и ключевых источников. Однако в настоящее время среди луговых массивов Айриджи болота стали весьма распространенным типом.

Смены лугов болотами были описаны рядом исследователей (Сукачев, 1926; Шенников, 1941, и др.), но причины этих смен, особенно в высокогорных районах, во многом еще неясны.

При анализе причин, непосредственно определяющих изменение луговой растительности в районе совхоза Айриджи, в первую очередь можно отметить экзогенные факторы: неурегулированную пастьбу скота, ежегодное вытаптывание и уплотнение почвы. Особенно неблагоприятно действует на луговую растительность ранневесенняя и осенняя пастьба на сенокосах. Такая пастьба не только уменьшает урожайность, но и препятствует нормальному возобновлению ценных в кормовом отношении трав. Последние, не успев еще обсемениться или накопить в своих зимующих органах необходимое количество питательных веществ, поедаются скотом и постепенно выпадают из травостоя. Создается возможность поселения на этих лугах других, менее требовательных к почвенным условиям растений, чаще всего мхов и гигрофитных сорняков: *Bidens tripartita*, *Lycopus europaeus*, *Alisma plantago-aquatica* и др. Уплотнение почвы и наличие понижений при общей равнинной поверхности способствуют накоплению влаги, в силу чего начинаются болотообразовательные процессы. Постепенно поселяются мхи, в первую очередь *Funaria hygrometrica*, *Marschantia polymorpha*, *Drepanocladus aduncus* f. *aquatica*. Важную роль в поселении гидрофитных мхов играют и ключевые источники, выходящие местами в луговых массивах.

Мхи являются хозяйственно нежелательными компонентами луговых фитоценозов. На хорошо развитых лугах моховой покров выражен очень слабо и большей частью представлен отдельными пятнами. При уплотнении почв и застаивании воды роль разрозненных моховых группировок увеличивается. К вышеуказанным мхам присоединяются и другие: *Philonotis fontana*, *Leptobryum pyriforme*, *Bryum pendulum*, *B. schleicheri*, *B. argenteum*, *Mnium rugicum*, *Brachythecium mildeanum*, *Tortula* sp. Небольшие куртинки мхов быстро разрастаются и в результате смыкания отдельных пятен образуют сплошные моховые ковры. Мхи задерживают атмосферные осадки в верхнем горизонте почвы, одновременно затрудняя ее аэрацию. Постепенно в почве накапливается избыток влаги, в результате чего луговые травы сменяются лугово-болотными: *Carex leporina*, *C. gracilis*, *C. vulpina*, *C. diandra*, *C. canescens*, *Heleocharis eupalustris*, *Triglochin maritima*, *Orchis palustris*, *Juncus atratus*, *C. neglecta*, *Deschampsia caespitosa*, *Alopecurus armenus*, *Zerna variegata*, *Galium uliginosum*, *Buschia lateriflora* и др. Таковы в общих чертах процессы заболачивания и смены луговой растительности в высокогорной зоне Айриджи.

Болотная растительность среднего горного пояса

Средняя горная полоса наиболее богата болотами. Болотная растительность здесь занимает значительные площади: на обширной Лорийской равнине, в Севанском бассейне, Кироваканском, Гукасянском, Красносельском, Спитакском, Апаранском и других районах республики. Болота приурочены большей частью к долинам и поймам горных рек (Базарчай, Аргичи), озерным котловинам (Степанаван, Калинино, Гилли), склонам горных террас (типа Гамзачиман, Апаран), выходам ключевых источников и т. п.

Характерной особенностью большинства среднегорных болот Армении является их хорошо выраженная заторфованность. Торфяные болота низинного типа (по классификации Н. Я. Каца, 1941) развиваются здесь, питаясь в основном грунтовыми, а также речными и родниковыми водами. Они занимают большие площади. Размеры их колеблются от нескольких (Апаран, Спитак) до 100 га (Гамзачиманский массив в Кироваканском районе, Султанабадский болотный массив в Гукасянском районе); глубина торфяных залежей от 2—3 м (Фиолетово, Лермонтово) до 10 м и более (Саратовка, Новосельцево, Калинино). Большинство из этих торфяников

[1] Клопотовский (1953) в числе 11 видов сфагновых мхов Малого Кавказа *Sphagnum girgensohnii* не приводил.

уже эксплуатируется. Самый большой торфяной массив площадью в 1500 га примыкает к юго-восточной части оз. Севан. По подсчетам Г. А. Захаряна (1960), запас торфа-сырца здесь достигает около 27 000 000 м³.

По своему генезису торфяные месторождения разнородны. Большинство торфяных болот среднегорной полосы Армении развивалось в результате зарастания древнеозерных котловин; меньшая часть — в поймах рек и в результате зарастания ключевых источников.

Торфяные болота озерного происхождения наиболее хорошо представлены в Мазринских и Лорийских нагорных равнинах. Таковы, например, торфяные месторождения Гилли Басаргечарского района. К этой же категории болотных образований нужно отнести и отдельные приозерные участки, например Севан-Ордаклу, которые своим происхождением обязаны зарастанию мелководных заливов и на побережье оз. Севан. В Лорийской нагорной равнине обилие небольших озерных впадин различной величины и глубины является одной из ее ландшафтных особенностей. Имеющиеся здесь торфяные залежи, по всей вероятности, образовались путем постепенного заболачивания мелководных озер. В позднеледниковое время на территории Лорийской равнины болотообразовательные процессы протекали более интенсивно. В связи с интенсивным зарастанием и частичным затуханием заболачивания большинство озерных впадин уже полностью заполнены и в результате этого весь рельеф Лорийской нагорной равнины как бы нивелирован. В настоящее время в Лорийской нагорной равнине сохранилась целая группа озер, где можно проследить все стадии зарастания. Закономерное чередование различных растений, слагающих торфяные залежи в районе Саратовки Калининского района, показывает, что в общем зарастание озер Лорийской равнины в прошлом шло по типу современного.

Остановимся вкратце на фитоценологической характеристике среднегорных болот. Развиваясь в более разнообразных экологических условиях, среднегорные болота, естественно, обладают большим разнообразием слагающих их формаций и ассоциаций. Здесь можно выделить следующие коренные формации: осоковую, гигрофитную разнотравно-злаковую, крупнокамышевую, мелкокамышевую и рогозовую. Растительность в пределах отдельных участков образует также смешанные, переходные группировки, не занимающие крупных площадей.

Осоковая формация. Болота с участием или преобладанием осок занимают наибольшую часть заболоченных площадей среднегорного пояса. Приурочиваясь к различным в экологическом смысле прибрежным условиям рек и озер, данная формация обладает большим разнообразием эдификаторов. В осоковых болотах среднего горного пояса нами зарегистрированы следующие виды осок: *Carex rostrata*, *C. diandra*, *C. gracilis*, *C. pallescens*, *C. vesicaria*, *C. acutiformis*, *C. leporina*, *C. cyperoides*, *C. pseudocyperus*, *C. diluta*. Все эти виды при определенных условиях могут играть роль эдификаторов или доминантов. Осоковая формация хорошо развита на периферии зарастающих озер Лорийской нагорной равнины. Флористический состав осоковой формации оз. Круглое следующий: *C. vesicaria*, *C. leporina*, *C. acutiformis*, *C. cyperoides*, *Deschampsia caespitosa*, *Digraphis arundinacea*, *Poa palustris*, *Mentha arvensis*, *Alopecurus aequalis*, *Bidens cernua*, *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata*, *Lythrum salicaria*. Очень часто на осоковых болотах встречаются и гипновые мхи: *Drepanocladus aduncus*, *Philonotis fontana*, *Brachithecium mildeanum* и др.

Гигрофитная разнотравно-злаковая формация обладает широким распространением по всей Лорийской заболоченной равнине, вдоль юго-восточных берегов оз. Севан (Зедельмейер, 1931, 1933), в Агбабинской равнине (Гукасянский район) и т. д. Особенно хорошо она представлена в районе оз. Севан. По данным Р. А. Карапетян (1960), около 10% площади обнажающихся грунтов оз. Севан заняты подобными группировками. Основным доминантом характеризуемой формации в окрестностях Севана является эндемичный гигрофильный злак бескильница севанская *Puccinellia sevangensis*, субдоминантами — *Argrostis alba*, *Poa pratensis*, *Carex leporina*, сопутствующими компонентами — *Epilobium nervosum*, *Rumex acetosella*, *R. maritimus*, *Butomus umbellatus*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Centaurium meyeri*, *C. pulchellum*, *Sium sisaroides*, *Eriophorum latifolium*.

В Лорийской нагорной равнине гигрофитная разнотравно-злаковая формация хорошо развита в районе с. Киз-Кала. Травостой довольно богат видами, высок и очень густ. Доминантами и субдоминантами здесь являются *Deschampsia caespitosa*, *Digraphis arundinacea*, *Glyceria arundinacea*, *Poa palustris*, *Agrostis alba*, *Alopecurus aequalis*, *Carex leporina*. Помимо указанных доминантов, часто в значительном количестве встречаются *Glyceria plicata*, *Ranunculus lingua*, *Carex vesicaria*, *Schoenoplectus lacustris*, *Myosotis caespitosa*, *Stellaria persica*, *Molinia coerulea*.

Рогозовая формация. Рогозовые болота, хотя и весьма характерны для среднегорных районов Армении, но, как правило, встречаются лишь на небольших участках, не превышающих 1—2 га. Наибольшие массивы нами зарегистрированы на оз. Жанготлич Калининского района, в верховьях р. Базарчай и вдоль южных берегов оз. Арпалич в Гукасянском районе. В видовом отношении рогозовые болота не богаты. В наиболее типичных для этих зарослей участках растительный покров состоит исключительно из одних видов рогоза, чаще всего *Typha latifolia*, в меньшей степени из *T. angustifolia*, *T. laxmannii*, *T. minima* и *T. angustata*. Помимо монодоминантных группировок, рогозники образуют смешанные фитоценозы, где, кроме указанных эдификаторов, встречаются следующие растения: *Phragmites communis*, *Schoenoplectus lacustris*, *Cyperus longus*, *Mentha longifolia*, *Scrophularia alata*, *Carex acutiformis*, *Bolboschoenus maritimus* и др.

Крупнокамышовая формация не имеет большого распространения. Наиболее постоянным условием произрастания камышей являются заболоченные берега озер и рек. Большие массивы крупнокамышевых формаций, по данным Зедельмейер (1925), были отмечены по берегам существовавшего тогда оз. Гилли. Впоследствии в связи с полным зарастанием озера эти группировки полностью исчезли. В настоящее время наиболее крупные и характерные участки этой формации находятся в Калининском, Степанаванском и Гукасянском районах вокруг озер Цолакилич, Оранлорилич, Тзркотлич, Парзлич, Жанготлич и Арпалич. Крупнокамышовая формация характеризуется ничтожным количеством компонентов. Абсолютными доминантами формации являются камыш озерный *Schoenoplectus lacustris*, в меньшей степени *Sch. tabernaemontani*. Оба эдификатора, имея высоту до 2 м (а иногда и выше) и густое сплетение мощных подземных корневищ, не способствуют обогащению флористического состава. Сводка 4 записей, сделанных в Лорийской нагорной равнине, говорит о наибольшей встречаемости здесь следующих видов растений: *Scirpus silvaticus*, *Heleocharis eupalustris*, *Typha laxmannii*, *Carex cyperoides*, *Menyanthes trifoliata*, *Alisma plantago-aquatica*, *Veronica scutellata*, *Sparganium simplex*, *Poa palustris*, *Imperata cylindrica*.

Мелкокамышовая формация. Данная формация распространена в немногочисленных пунктах среднегорного пояса: в Калининском, Степанаванском и Сисианском (Шаки) районах. Обычно высота травостоя не превышает 20 см, а степень покрытия 80%. Приводим перечень видов, зарегистрированных нами на трех пробных участках близ оз. Оранлорилич Степанаванского района: *Schoenoplectus setaceus*, *Sch. supinus*, *Peplis alternifolia*, *Elatine alsinastrum*, *Limosella aquatica*, *Juncus bufonius*, *Heleocharis acicularis*, *Gypsophila muralis*, *Spergula vulgaris*, *Carex cyperoides*, *Sagittaria sagittifolia*, *Polygonum amphibium*.

Анализируя видовой состав, следует отметить, что большинство видов являются редкими или новыми не только для флоры Армении, но и для Кавказа в целом.

Водная растительность

Водная растительность в среднегорных и высокогорных районах Армении распределена неравномерно. В то время, когда озера Армении средней горной полосы — Парзлич, Тзркотлич, Жанготлич (высота 1450 м над ур. м.) имеют богатую и разнообразную водную флору, в высокогорьях Арагаца (средняя высота 3200 м), несмотря на обилие озер, нет никаких водных растений. Также нет гидрофильных растений в озерах вершинной части Зангезурского и Гегамского хребтов (средняя высота 3000 м).



Рис. 1. Заросли кувшинки *Nymphaea alba* в оз. Тзркотлич (район сел. Киз-Кала).

Водная растительность особенно хорошо была представлена в существовавшем еще 30 лет тому назад в Армении оз. Гилли (высота 1916 м над ур. м.). Однако условия сложившиеся, в частности, на оз. Севан в связи с понижением уровня вод, привели к тому, что описанная Зедельмейер (1925) растительность оз. Гилли в настоящее время утеряла значительное число представителей водной и болотной флоры.

Проследив за произрастанием и распределением водных растений выше среднего горного пояса, нетрудно заметить постепенное обеднение и «затухание» водной флоры. Выше 2500 м над ур. м. (Айриджи) нам ни разу не приходилось видеть водные растения.

Состав водной флоры Армении по высотным поясам

Вид	Нижний горный пояс, 600—1000 м над ур. м.	Средний горный пояс, 1000—2000 м над ур. м.	Верхний горный пояс, 2000—2600 м над ур. м.
Lemna gibba L.	+	+	—
L. minor L.	+	+	+
L. trisulca L.	+	+	+
Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid.	+	+	—
Ricciocarpus natans (L.) Corda	+	—	—
Nymphaea alba L.	—	+	—
N. candida Presl	—	+	—
Nuphar luteum (L.) Smith	—	+	—
Potamogeton densus L.	+	+	+
P. pectinatus L.	—	+	+
P. filiformis Pers.	+	+	—
P. trichoides Cham. et Schlecht.	—	—	—
P. pusillus L.	+	+	+
P. lucens L.	+	+	—
P. natans L.	+	+	+
P. nodosus Poir.	—	+	—
P. crispus L.	+	+	—
P. perfoliatus L.	—	+	—
P. gramineus L.	+	+	—
P. alpinus Balb.	—	+	—
P. praelongus Wulf.	—	+	—
Zannichellia pedunculata Reichb.	+	+	—
Utricularia intermedia Hayne	—	+	—
U. minor L.	—	+	—
U. vulgaris L.	—	+	—
Polygonum amphibium L.	—	+	+
Ceratophyllum submersum L.	+	+	+
C. demersum L.	+	+	—
Hippuris vulgaris L.	—	+	+
Salvinia natans All.	—	+	—
Najas minor All.	+	—	—
Sagittaria sagittifolia L.	+	+	—
Riccia fluitans (L.) A. Br.	—	+	—
Callitriche autumnalis L.	—	+	—
C. verna L.	—	+	—
Batrachium divaricatum (Schrank) Schur	+	+	+
B. rionii (Lag.) Nym.	+	+	—
B. trichophyllum (Chaix) Bossche	—	+	—
Elatine alsinastrum L.	—	+	—
Nymphoides peltatum (S. G. Gmel.) O. Küntze	—	+	—
Myriophyllum spicatum L.	+	+	+
M. verticillatum L.	+	+	—
Nasturcium officinale (L.) R. Br.	+	+	—
Roripa amphibia (L.) Bess.	—	+	—
Fontinalis antipyretica Hedv.	—	—	—
F. hypnoides Hartm.	+	—	—
Fumaria hygrometrica Hedw.	+	—	—
Chara contraria A. Br.	+	—	—
C. fragilis L.	—	+	—
C. gymnophylla A. Br.	+	—	—
C. vulgaris L.	+	+	—

Примечание. Плюс означает наличие, минус — отсутствие вида.

Ведущим и регулирующим фактором в распространении гидрофитной растительности на различных высотных поясах Армении, помимо рельефа, влаги и ряда флорогенетических причин, является также климат. Отсутствие водных растений в высокогорных озерах Армении объясняется суровыми климатическими условиями: сильными колебаниями дневных и ночных температур, продолжительностью зимнего периода и др.

Водная растительность Армении в фитоценотическом отношении не сложна. В преобладающем большинстве случаев в водоемах имеются монодоминантные или двудоминантные группировки (рис. 1 и 2). Поэтому мы и ограничиваемся сводной таблицей, дающей общее представление о составе водной флоры Армении по высотным поясам (см. таблицу).

Как видно из таблицы, большинство водных растений нижнего горного пояса Армении принадлежит к числу широко распространенных видов. Во флористическом от-

ношении большой интерес представляют лишь такие малоизвестные на Кавказе растения, как *Najas minor*, *Potamogeton trichoides*, *P. filiformis*, *Ricciocarpus natans*, *Chara contraria*, *Ch. gymnophylla*.

Наиболее богата и разнообразна флора озер среднего горного пояса. Здесь встречается масса крайне редких видов (*Salvinia natans*, *Nymphoides peltata*, *Nuphar luteum* *Potamogeton alpinus*, *P. praelongus*, *P. filiformis*, *Nymphaea candida*, *N. alba*, *Lemna gibba*, *Riccia fluitans* и др.) и совершенно не встречающихся в других водоемах Кавказа водных растений (*Utricularia intermedia*, *U. minor*, *Callitriche autumnalis*).



Рис. 2. Заросли лимнантемума *Nymphoides peltata* в оз. Оранлорилич (Степанаванский район).

Лучшая сохранность водных растений в среднем горном поясе Армении является следствием не только менее суровых климатических условий, но также обилия озер, которые здесь являются наиболее благоприятным убежищем ряда интересных в флористическом отношении реликтовых форм.

К характеристике водно-болотной флоры Армении

В ботанической литературе по Кавказу давно укоренилось представление, что водно-болотная флора Армении «бедна и вульгарна» (Гроссгейм, 1928). Такое мнение связано, видимо, с тем, что водно-болотная растительность до последнего времени оставалась мало изученной. Вполне прав был Н. А. Буш (1932), отмечая, что водно-болотная флора в кавказских гербариях представляет большую редкость и что «исследователи флоры Кавказа обращали мало внимания на водно-болотную растительность». Между тем водно-болотная растительность Армении, развивающаяся в различных вертикальных поясах, чрезвычайно своеобразна и ее флористическое и геоботаническое исследование представляет большой интерес. Как показали наши исследования, только в Ереванской котловине, которую А. А. Гроссгейм (1946) причислял к 13 хорошо изученным флористическим узлам Кавказа, произрастает 30 не известных ранее для данной территории цветковых растений (Барсегян, 1958). Среди них оказались новинки не только для флоры Кавказа и Армении, но и для флоры СССР. Много новых и редких растений собрано и в среднегорных и высокогорных районах Армении; наиболее интересными из них являются *Linum seljucorum*, *Carex cyperoides*, *C. vaginata*, *C. vulpina*, *Lythrum linifolium*, *Eragrostis suaveolens*, *Peplis alternifolia*, *Schoenoplectus bucharicus*, *Sch. supinus*, *Sch. triqueter*, *Leersia oryzoides*, *Dichostylis micheliana*, *Juncus acutus*, *Agropyrum ruthenicum*, *Falcaria falcarioides*, *Spergularia marginata* и др.

Одной из наиболее характерных особенностей водно-болотной флоры Армении следует считать наличие значительного количества голарктических и палеарктических видов, или, как принято их называть, бореальных элементов. По нашим подсчетам, в составе этого флористического типа в Армении оказалось около 68 видов, из них больше 60 сосредоточены в средней и верхней горной зонах. Среди них много редких и малоизвестных бореальных видов кавказской флоры: *Stellaria crassifolia*, *Utricularia intermedia*, *Callitriche autumnalis*, *Menyanthes trifoliata*, *Salvinia natans*, *Nymphoides peltata*, *Carex cyperoides*, *Veronica scutellata*, *Comarum palustre*.

Таким образом, среднегорный пояс Армении является значительным реликтовым фрагментом распространения бореальной водно-болотной флоры.

В заключение остановимся еще на двух противоположных группах водно-болотной флоры Армении. Одна группа свойственна почти всем болотам и озерам Кавказа, другая в пределах Кавказа приурочена только к Армении. Водно-болотная флора Армении содержит значительное количество широко распространенных по земному шару растений (космополитов). К их числу можно отнести *Lemna trisulca*, *Myriophyllum spicatum*, *Juncus bufonius*, *J. articulatus*, *Heleocharis eupalustris* и др. Ко второй группе растений относятся *Carex cyperoides*, *Utricularia intermedia*, *Callitriche autumnalis*, *Linum seljucorum*, *Lotus strictus*, *Inula seidlitzii*, *Lythrum linifolium*, *Eragrostis suaveolens*, *Falcaria falcarioides*, *Cypsophila anatolica*, *Calamagrostis persica*, *Iris musulmanica*, *Pimpinella falcarioides*, *Puccinellia sevangensis*. Бедность эндемичными видами водно-болотной флоры Кавказа в целом, и в частности Армении, по-видимому, связана с нивелирующими условиями водно-болотной среды.

В горных условиях Армении болотообразование сопутствует особым условиям рельефа, в частности речным поймам, озерным котловинам, выходам ключей, ложбинам со слабым стоком, днищам глубоких ущелий, межгорным впадинам и т. д.

Водно-болотную растительность Армении в высотном отношении можно подразделить на 3 пояса: высокогорный (выше 2000 м над ур. м.), среднегорный (1000—2000 м) и низкогорный (ниже 1000 м). В высокогорном поясе Армении (помимо висячих ключевых болот) в настоящее время имеют место вторичные болотообразовательные процессы. Основными очагами такого рода заболачивания являются природные луга, что вызвано неурегулированной пастьбой скота с ежегодным вытаптыванием и уплотнением почвы.

В противоположность высокогорным и низкогорным типам болот среднегорные болота обладают значительной торфяной залежью. Питаясь в основном грунтовыми, а также речными и родниковыми водами, здесь развивались торфяные болота низинного типа (по классификации Каца, 1941). По своему генезису торфяные месторождения Армении разнородны. Большинство из них развилось в результате зарастания древнеозерных котловин, меньшая часть приурочена к поймам рек.

Растительный покров болот образован в основном осоково-камышовым, осоковым и гипново-осоковым фитоценозами. Древесные породы совершенно отсутствуют. Общее число водных растений (гидрофитов, в понимании Раункиера) в Армении составляет 51 вид, из них 12 видов представлены в верхнем горном поясе, 42 в среднем и 30 в нижнем горном поясе. Благодаря наличию крайне редких или совершенно не встречающихся в других водоемах Кавказа бореальных элементов водно-болотная растительность среднего горного пояса Армении выделяется на фоне растительного покрова, господствующего в этом поясе.

Литература

Барсегян А. М. (1956). О водно-болотной растительности Араратской равнины. В сб. докл. 2-й научн. конфер. аспирантов АН АрмССР, Ереван. — Барсегян А. М. (1958). Геоботаническая характеристика основных формаций водно-болотной растительности Араратской равнины. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, XII. — Буш Н. А. (1932). О болотах озерного происхождения в Балкарии и Дигории (краткий общий очерк растительности). Тр. Бот. муз. АН СССР, XXIV. — Вильямс В. Р. (1940). Почвоведение. — Габриелян Г. Г. (1951). Следы древнего оледенения в северо-западной Армении. Природа, 1. — Гроссгейм А. А. (1928). Краткий очерк растительного покрова Армении. Матер. по районир., II. — Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. Тр. Бот. инст. Азерб. ФАН СССР, 17. — Гроссгейм А. А. (1946). Задачи флористического исследования Кавказа (степень флористической изученности Кавказа). Сов. бот., 2. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. Матер. к познанию флоры и фауны СССР, отд. бот., нов. сер., 4 (XII). — Думитрашко Н. В. (1949). О древнем оледенении Малого Кавказа. Матер. по геоморфолог. и палеогеограф. СССР, XII, 2. — Захарян Г. А. (1960). Торфяные месторождения Армянской ССР. В сб. научн. тр. Ереванск. с.-х. инст., 11, 1. — Зедельмейер О. М. (1925). Очерк растительности озера Гилли. Изв. Тифлисск. политехн. инст., 2. — Зедельмейер О. М. (1927). Распространение торфяных болот и сфагновых мхов на Кавказе. Торф. дело, 7. — Зедельмейер О. М. (1931). Отчет о геоботаническом исследовании юго-восточного и южного берегов озера Севан летом 1928 г. В сб.: Бассейн озера Севан, 2, 2. — Зедельмейер О. М. (1933). Геоботанический очерк растительности западного берега озера Севан. В сб.: Бассейн озера Севан, 3, 3.— Кара-Мурза Э. Н. (1931). Отчет о геоботанических работах севанской экспедиции 1927—1928 г. В сб.: Бассейн озера Севан, 2, 2. — Карапетян Р. А. (1960). Зарастание и смена растительности на обнаженных грунтах оз. Севан. Диссерт. Ереван. — Кац Н. Я. (1941). Болота и торфяники. — Клопотовский Б. А. (1953). К географии сфагновых мхов Малого Кавказа. Тр. Тбилисск. бот. инст., IV. — Магакьян А. К. (1941). Растительность Армянской ССР.— Маруашвили Л. И. (1939). Древнее оледенение Малого Кавказа. Природа, 7—8. — Савич-Любицкая Л. И. (1952). Сфагновые (торфяные) мхи. В кн.: Флора споровых растений СССР, 1, Листостебельные мхи. — Сукачев В. Н. (1926). Болота, их образование, развитие и свойства, 3-е изд. — Шенников А. П. (1941). Луговодство.

Ботанический институт
Академии наук
Армянской ССР,
г. Ереван.

(Получено 1 XII 1965).

УДК 581.524.3 : 581.524.346 (479.25) (285)

Р. А. Карапетян

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЗАСЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ ОБНАЖЕННЫХ ГРУНТОВ ОЗ. СЕВАН В СВЯЗИ СО СПУСКОМ ОЗЕРА

R. A. KARAPETIAN. THE PRINCIPLES OF DISPERSAL OF VEGETATION OVER THE ZONE OF THE BOTTOM OF SEVAN LAKE DENUDING IN THE COURSE OF ITS DRAINAGE

Высокогорное озеро Севан, расположенное в центральной части Армянской ССР на высоте около 2000 м над ур. м., имеет большое народнохозяйственное значение. Воды, вытекающей из озера р. Раздан, используются для получения электроэнергии, а также для орошения земель прилегающих районов Араратской равнины. В связи с искусственным спуском озера и начавшимся в 1938 г. снижением его уровня зеркало оз. Севан значительно сократилось. Из-под вод освободились обширные площади донных грунтов, в настоящее время составляющие около 10 тыс. га.

По своему рельефу, физическим и химическим свойствам эти грунты большей частью не пригодны для сельскохозяйственного освоения и отведены под лесные культуры. С целью закрепления грунтов и естественного накопления в них органических веществ необходимо было провести всестороннее изучение формирующегося здесь естественного растительного покрова, выяснить закономерности его развития и разработать систему мероприятий по закреплению обнаженных, особенно песчаных грунтов.

Нами в 1948—1958 гг. проведено изучение динамики растительности на новообнаженных грунтах оз. Севан.

Изучение проводилось как маршрутным, так и стационарным методами с выбором наиболее характерных и не использованных под выпас участков. Учитывались флористический состав растительных группировок, общее покрытие, обилие, ярусность, фенологическая фаза для каждого вида.

Изучение сукцессий проводилось по экологическим рядам методом профилирования, дающим возможность показать связь между растительностью и рельефом и выявить закономерности распределения ассоциаций, слагающих определенные экологические ряды. Отдельно изучалась сезонная динамика развития травостоя бескильницевых ассоциаций, получивших большое распространение на обнаженных грунтах.

Грунты, обнаженные вследствие спуска вод озера, вместе с растительностью можно подразделить на следующие группы и типы.

Песчано-иловатые грунты в основном распространены на южном и юго-западном берегах озера в районах Мартуни—Геташен—Еранос. Со спуском уровня озера уменьшается их влажность. Лишь на некоторых участках, где отход вод происходит медленно, а также благодаря прибою участки всегда влажны и покрыты иловатыми частицами; здесь образуются болота с типичной болотной растительностью. Чем больше отходит озеро от своих старых берегов, тем быстрее протекают процессы осушения грунтов и ухудшаются условия развития гигрофильной растительности. По этой причине на старых террасах мы встречаем лишь последние остатки болотной растительности, которая со временем превращается в мезофитные луга. На новых террасах, расположенных ближе к озеру, подобные естественные группировки встречаются очень редко. На сравнительно пониженных участках рельефа развиваются болотно-луговые растительные группировки с господством осок, сменяемые в дальнейшем луговыми ассоциациями.

На первой стадии заселения этих грунтов большую роль играет *Puccinellia sevangensis*, которая, образуя чистые заросли, своими мощными корнями хорошо закрепляет пески. Спустя несколько лет появляются *Calamagrostis glauca*, *C. arundinacea* и другие виды, которые постепенно вытесняют бескильницу. В дальнейшем эти злаки в свою очередь сменяются более ксерофитными группировками с *Achillea micrantha*, *Artemisia austriaca* и др.

Крупнозернистые пески распространены в основном на северо-восточном Арегунийском берегу, а также на юго-западном, сравнительно крутом побережье озера. Растительный покров здесь сравнительно беден. Пионерами являются *Cleome ornithopodioides* и *Stipa capillata*, сменяемые затем трагакантовыми астрагалами, т. е. имеет место дальнейшая ксерофитизация.

Галечниково-гравийные отложения встречаются в основном на восточном и северо-восточном берегах озера. Для этого типа грунтов характерна пестрота видового состава с преобладанием в травостое *Scrophularia grossheimii* и *Zerna tectorum*. Здесь обнаружено значительное естественное развитие древесных и кустарниковых пород: можжевельника, барбариса, крушины слабительной, ивы, шиповника и др.

Конгломераты и цементированные плитняки распространены на южном, юго-западном и юго-восточном берегах озера. При выветривании горных пород мелкозем перемешивается с органическими остатками бентоса и создается рыхлый субстрат, заселяемый лишайниками, а затем и мхами. Последние сменяются группировками цветковых растений с участием *Achillea*, *Zerna*, *Koeleria*, *Poa* и др. Со временем эти участки покрываются зарослями полыни, т. е. сукцессии приводят к возникновению горностепных ксерофитных группировок.

Господство болотно-луговой и луговой растительности на новообнаженных грунтах южного и юго-западного побережья озера наряду с другими факторами обусловлено также наличием подземных вод, ручьев и источников. На северном и северо-восточном берегах, где в основном распространены крупнопесчаные грунты, цементированные плитняки и конгломераты, на первых стадиях заселения господствует лишь сорная растительность.

Флора обнаженных грунтов

В процессе исследований на новых берегах оз. Севан собрано около 600 видов цветковых растений, относящихся к 68 семействам и 282 родам. Эти семейства и роды на разных типах грунтов распределены неодинаково. Наиболее распространены сложноцветные, составляющие 16.5% общего числа видов, злаков — 12.0%, бобовых — 8.8%, губоцветных — 6.7% и др. Деревья и кустарники составляют 3.5%, многолетние травянистые растения — 67.6%, двулетники и однолетники — 28.7%.

На новых берегах обнаружен ряд новых и интересных видов растений; некоторые из них представляют новинки для флоры Армении и Севанского бассейна, другие же являются редкими растениями. Это *Acorellus pannonicus*, *Rumex maritimus*, *Chamaemelum sevanense*, *Senecio hajastanicus*, *Tragopogon kemulariae*, *T. filifolius*, *Centaurium pulchellum*, *C. meyeri*, *Carex distans*, *C. verna*, *Petasites albus*, *Anacamptis pyramidalis*, *Sisymbrium officinale*, *Arctium palladini*, *A. transcaucasicum*.

Типы растительного покрова обнаженных грунтов

На начальных стадиях формирования ценозов растительность обнаженных грунтов значительно отличается от таковой коренных берегов и не представляет собой установившихся фитоценозов с устойчивым видовым составом. В зависимости от типа грунта, рельефа и климата имеется много вариантов растительных группировок и направлений сукцессий. Ведущее значение среди факторов, определяющих динамику зарастания обнаженных грунтов, имеет уровень грунтовых вод.

Растительность обнаженных грунтов оз. Севан нами сгруппирована в следующие типы.

1. Водная и водно-болотная растительность, представленная погруженными или плавающими на поверхности воды растениями в полосе 1—20 м прибрежной части озера. Они образуют группировки из следующих видов: *Lemna trisulca*, *L. minor* и др.; *Potamogeton crispus*, *P. pectinatus* и др.; *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum verticillatum* и др.

2. Болотная и болотно-луговая растительность. Развивается на иловато-песчаных отложениях, занимает около 10% площади обнаженных грунтов. Эти болота сравнительно быстро высыхают в связи с непрерывным и быстрым снижением зеркала озера, поэтому и растительный покров здесь многообразен и неустойчив.

В районах с глубокими впадинами и поверхностным стоянием вод встречаются тростниковые заросли. У полузаросших водоемов между селениями Мартуни и Норадус встречаются рогозовые заросли, представленные узколистным и широколистным рогозом. Небольшие площади занимают осоковые заросли, обычно окаймляющие тростниковые ассоциации. Здесь встречаются группировки из видов: *Phragmites communis*, *Typha latifolia*, *Carex diluta*, *C. acutiformis*, *Juncus articulatus*, *J. bufonius* и др.

3. Луговая растительность обычна на юге и юго-западе прибрежной полосы в районах селений Дзорагюх, Личк, Геташен и Цовинар. Как весьма распространенная она представляет большой интерес. Встречаются бобовые (клеверные) и бескильницево-разнотравные группировки.

Одной из интересных особенностей обнаженных грунтов является быстрое заселение песков бобовыми растениями, в особенности клеверами. На первый или второй год после отступления воды начинают появляться клевера, которые быстро образуют основной фон растительного покрова лугов.

4. Нагорно-степная растительность развивается на сухих крупнопесчаных галечниково-гравийных отложениях, конгломератах и цементированных плитняках, занимает обширные территории.

На береговых крупнопесчаных отложениях видовой состав растений, участвующих в зарастании грунтов, беден и представлен *Cleome ornithopodioides*, *Zerna tectorum*, *Taraxacum vulgare*. На галечниково-гравийных отложениях в большом количестве встречаются ксерофильные степные многолетники и однолетники.

Растительность конгломератов занимает незначительные участки главным образом у истока р. Раздан и селений Чкаловка, Сатанахач, Норашен и Дара. Доминантными видами здесь являются подушкообразные трагакантовые астрагалы (*Astragalus aureus*, *A. microcephalus*), а также *Artemisia austriaca*, *Bromus scoparius* и др.

Цементированные отложения, покрытые карбонатной коркой толщиной 2—4 см, трудно поддаются выветриванию и почвообразованию; но в течение 6—7 лет происходит постепенное разрушение корки и образуются углубления, в которых постепенно появляются однолетние растения, вначале крестоцветные и злаки. На смену им приходят ценозы из многолетних злаков и бобовых в смеси с разнотравьем, местами образующие сомкнутые травостои.

На участках, раньше вышедших из-под вод озера, на крупнопесчаных отложениях распространены ковыльно-типчаковые сухие степи с преобладанием в растительном

покрове многолетних злаков, способствующих задернению почвы (*Agropyron cristatum*, *Stipa capillata*, *Koeleria gracilis* и др.).

Засоленные грунты в основном формируются на наиболее молодых террасах и тянутся обычно лентой вдоль уреза воды, характеризуясь небольшим содержанием гумуса и малой гигроскопичностью. Галофильная растительность носит временный характер, так как понижение уровня грунтовых вод влечет за собой смену солевыносливой растительности ксерофильной. Галофильная растительность представлена следующими группировками: солянково-разнотравной с преобладанием *Salsola pestifer*, аирнпково-разнотравной с преобладанием *Acorellus pannonicus* и бескильницево-аирниковой с преобладанием *Puccinellia sevangensis*. Таким образом, этапы развития растительных ценозов на песчаных отложениях целиком зависят от степени осушения грунтов. В связи с этим появляются болотные, затем луговые группировки, сменяемые степными, сперва господствующими более или менее продолжительное время и, наконец, сухостепные растительные группировки.

Зарастание и смена растительности на обнаженных грунтах оз. Севан

Процессы зарастания и последующего формирования фитоценозов на обнаженных грунтах озера протекают весьма своеобразно. На первой стадии среди растений-пионеров встречаются как однолетние — *Chenopodium album*, *Polygonum aviculare*, так и многолетние — *Puccinellia sevangensis*, *Glyceria plicata* и др. Вторая стадия сукцессии характеризуется вытеснением видов, менее приспособленных к обитанию на усыхающих грунтах. На третьей стадии происходит увеличение количества видов в травостое, но господствующими являются многолетники. В дальнейшем в связи с накоплением в почво-грунтах органических остатков, выветриванием и тому подобными процессами изменяются физико-химические свойства почвы, что приводит к смене фитоценозов: луговые фитоценозы сменяются горно-степными. Общий ход динамики растительности, как было отмечено выше, показывает, что развитие ценозов идет по линии ксерофитизации.

Нами изучалась также динамика распространения однолетних, двулетних и многолетних травянистых растений на обнаженных грунтах и динамика травостоя с бескильницей севанской.

В первый и второй год после обнажения грунтов на более сухих местообитаниях наблюдается господство одно- и двулетних растений. На увлажненных же участках преимущество остается за многолетниками, размножающимися вегетативно. Первоначальное господство одно-двулетних форм сменяется господством многолетних растений.

Большой интерес представляют естественные первичные луга с разнотравно-злаковым травостоем, где основной фон составляет бескильница. В фазе колошения бескильница является хорошим кормовым растением, но после цветения она грубеет. Изучение динамики травостоя этих лугов показало повышение урожая до половины августа. Поэтому лучшим сроком сенокошения надо считать период с третьей декады июля до середины августа. Внесение азотнокислых удобрений приводит к повышению урожайности и изменению (улучшению) состава травостоя.

Интересную картину представляет смена фаз растительности, начиная с открытых водных участков до образования влажных лугов. На мелких песках она происходит параллельно с отходом вод озера и сопровождается господством *Puccinellia*. В дальнейшем, с понижением уровня грунтовых вод, бескильница сменяется растительностью влажных лугов с господством *Calamagrostis*; в случае же распашки на этих местах появляются сорные растения, например, *Lactuca* и др.

Такая же картина наблюдается на новообнаженных грунтах в районе Норадузского мыса.

На других профилях мы наблюдаем картину зарастания, специфичную для крупных песков, конгломератов и цементированных плитняков.

Пути освоения обнаженных грунтов оз. Севан

Исследования, проведенные в течение ряда лет, позволили наметить пути освоения обнаженных грунтов оз. Севан.

Преждевременное использование новообнаженных грунтов, где протекают процессы задернения и почвообразования, приводит к распылению грунтов, превращению их в сыпучие пески; такие пески не могут быть использованы под сельскохозяйственные культуры.

Основным фактором общей ксерофитизации является опускание уровня грунтовых вод, за которым не поспевают корневые системы растений, особенно мезофильных видов. Только однолетние, и то в основном сорняки, и временные многолетние пескодюбы (псаммофиты) составляют группировки, способные закрепить пески, создать почву и временно сохранить в ней влагу. Но эти растения беспощадно уничтожаются при вспашке прибрежных грунтов, выпасе скота и т. д. Таким образом, не создаются возможности для процессов естественного почвообразования и формирования гумусового слоя.

Освобожденные из-под вод территории под влиянием окружающих горно-луговых и горно-степных фитоценозов покрываются растительностью, которая естественным путем сменяется сравнительно медленно. Следовательно, начальные процессы почвообразования также протекают медленно.

Исходя из изложенного, целесообразно способствовать процессам почвообразования путем обогащения грунтов органическими и минеральными удобрениями, а также созданием прочной дерновой структуры. Для этого необходимо травосеяние с использованием в основном таких бобовых, как люцерна, лядвенец, клевер, и злаков — вейника, тимофеевки, овсяницы, костра безостого и др. Одновременно рекомендуется широко использовать виды растений, приспособленных к климатическим условиям Севанского бассейна. Такова, например, бескильница севанская, своей мощной корневой системой способствующая задернению и закреплению песков. Можно использовать также *Agrostis alba*, *Calamagrostis epigeios*, *C. arundinacea*, *Dactylis glomerata*, *Poa nemoralis*, *Bromus inermis*, *Alopecurus ventricosus*, *Koeleria gracilis*, *Trifolium hybridum*, *T. arvense*.

С другой стороны, необходимо расширить работы по созданию лесных полос, что крайне важно для почти безлесного Севанского бассейна, где сильные ветры значительно снижают урожайность сельскохозяйственных культур.

Ботанический институт
Академии наук Арм.ССР,
Ереван.

УДК 581.9/581.524.44 : 531.3 (471.317)

П. П. Белозеров

ИЗМЕНЕНИЕ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 50 ЛЕТ

P. I. BELOZEROV. CHANGES IN THE FLORA AND VEGETATION OF THE KOSTROMA REGION THAT HAVE TAKEN PLACE DURING THE LAST FIFTY YEARS

Уже к 1915—1920 гг. дикорастущая флора Костромской губернии была изучена довольно детально. В работах И. Ф. Мейснера (1899), К. К. Косинского (1915), А. Е. Жадовского (1915, 1920а, 1920б) и ряда других авторов содержатся относительно полные списки дикорастущих папоротникообразных и семенных растений, отмеченных к тому времени в Костромской губернии, с указанием степени их распространения. В работах названных авторов имеются также сведения о видовом составе культурных растений, хотя в нумерацию списков эти растения не включались. Сведения в названных работах, относящиеся к 1915—1920 гг., и послужили в основном в качестве исходных данных для сопоставления с новыми материалами, полученными к началу 1965 г., и для некоторых выводов об изменении флоры и растительности Костромской области за последние 50 лет.

Костромская область расположена в лесной зоне, в подзоне южных хвойных лесов. Наиболее типичными растениями, определяющими фон растительного покрова, являются хвойные — ель и сосна. Но в местах, где леса сильно и часто вырубаются, доминируют мелколиственные древесные породы — береза и осина. Примесь широколиственных пород — дуба, вяза, клена, липы — незначительна.

По лесистости Костромская область занимает одно из первых мест среди центральных областей европейской части страны. Но с течением времени, по мере увеличения заготовок древесины и усиления рубок, лесистость постепенно уменьшается. По сообщению Дюбюка (1918), в 1790—1810 гг., когда проходило генеральное межевание, лесистость в Костромской губернии составляла 73%, а в 1910—1912 гг., т. е. через 100 лет, она снизилась до 64.2%. За последние 50 лет лесистость еще более уменьшилась и в настоящее время составляет 62%, а если исключить из лесов значительные площади заросших кустарниками пастбищ, которые несколько лет назад были переданы в лесной фонд, то лесистость не превысит 60.5%.

За последние 50 лет в лесах области резко изменилось соотношение между хвойными и лиственными породами деревьев. В 1910—1912 гг. хвойные породы составляли 76%, а лиственные — 24% (Дюбюк, 1918; Миндовский, 1924). К началу 1964 г. на хвойные породы приходилось лишь 50.9% и на лиственные — 49.1%. Следовательно, за 50 лет в составе древостоя участие хвойных пород уменьшилось на 25% и соответственно увеличилась доля лиственных пород.

Такое изменение состава древостоя объясняется изменением способов лесопользования и увеличением объема лесозаготовок. До революции лесозаготовки производились в относительно небольших размерах и применялся метод выборочных рубок. При этом вырубались лишь отдельные технически спелые деревья, а лесной фитоценоз не нарушается и существенно не изменяется, так как приспевающие деревья той же породы, подрастая, через некоторое время заменяют вырубленные.

После революции и особенно начиная с 1928—1930 гг. объем лесозаготовок сильно увеличился и начал применяться метод сплошных рубок. Уже много лет подряд в области ежегодно вырубаются десятки тысяч гектаров леса с целью заготовки деловой древесины и дров. При сплошных рубках состояние складывавшегося столетиями лесного фитоценоза резко изменяется. Процесс естественного восстановления природного леса

идет через длительную стадию мелколиственных пород — березы и осины. На местах бывших еловых и елово-лиственных лесов вырастают мелколиственные временники. И лишь позднее под пологом лиственных пород появляется ель, которая, развиваясь, в дальнейшем займет господствующее положение. В этом кроется основная причина резкого увеличения в лесах области процента лиственных пород и соответственного уменьшения доли хвойных за последние десятилетия.

В хозяйственном отношении увеличение доли лиственных и уменьшение процента хвойных пород нежелательно, так как последние являются более ценными. Поэтому внимание лесозаготовителей и лесоводов направлено на то, чтобы ускорить восстановление хвойных пород на вырубаемых лесных площадях. Очень хорошие результаты дает технология лесосечных работ, разработанная лесорубом Поназыревского леспромхоза Костромской области Г. В. Денисовым. При соблюдении этой технологии хорошо сохраняется подрост древесных растений. Кроме того, на вырубках широко применяется посев семян и посадка подроста хвойных пород.

Некоторое влияние на состав растительности оказывают проводимые меры по обогащению лесов (главным образом в зеленых зонах вокруг городов) более ценными древесными породами. До недавнего времени считалось, что лиственница русская (сибирская) *Larix russica* (Endl.) Sabine ex Trautv. естественно произрастает только в лесах северо-восточных районов области. В последние десятилетия это ценное дерево начали в значительных размерах разводить на юго-западе области, например на территории Костромского лесхоза. В настоящее время деревья более раннего посева обильно плодоносят и хорошо размножаются самосевом. В лесах зеленых зон начали также разводить сосну кедровую или кедр сибирский *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr, например в лесных посадках вокруг рабочего поселка Космынино Нерехтского района. Начали выращивать и сосну кедровую корейскую или кедр корейский *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. Общая площадь кедровых насаждений в одном лишь Костромском лесхозе в ближайшие годы составит более 100 гектаров.

За последние 50 лет сильно пополнился видовой состав дикорастущей и особенно культурной флоры области. Если в 1920 г. на территории Костромской губернии было отмечено 820 видов дикорастущих папоротникообразных и семенных растений (Жадовский, 1920а, 1920б), то к 1965 г. этот список достиг 902 видов. Часть этих видов перечислена в статьях автора (Белозеров, 1957, 1960). Еще больше увеличилось число культурных растений. В 1920 г. количество видов культурных растений в губернии не превышало 90, а в настоящее время их насчитывается 259.

Интродукция и акклиматизация новых для области видов культурных растений за последние десятилетия приняли широкие размеры. Многие из занесенных растений, хорошо приспособившиеся к местным условиям, надолго войдут в состав местной флоры.

Из полевых культурных растений новыми для области являются: кукуруза, подсолнечник, сахарная свекла, кормовые бобы, просо посевное, люпины, фацелия, люцерна посевная. Кукуруза обыкновенная *Zea mays* L. как кормовая силосная культура была занесена около 20 лет назад. В настоящее время она выращивается в отдельных хозяйствах области. Еще позднее появилась сахарная свекла *Beta vulgaris* var. *altissima* Rössig. Как кормовое растение ее можно встретить в некоторых районах области. Подсолнечник однолетний *Helianthus annuus* L. занесен значительно раньше, чем кукуруза и сахарная свекла. На полях области как кормовое силосное растение он появился с организацией колхозов и совхозов и выращивается на значительных площадях. Конские бобы *Faba vulgaris* Moench изредка можно было встретить в виде случайных посевов на приусадебных участках еще до революции. Как кормовое растение под названием «кормовые бобы» это растение начали выращивать на значительных площадях в совхозах и колхозах области лишь в последние годы. Просо посевное *Panicum miliaceum* L. появилось на полях колхозов Макарьевского и некоторых других районов в период второй мировой войны и в послевоенное время. В последние годы интерес к этой культуре в области понизился. Посевы люпина узколистного *Lupinus angustifolius* L., люпина желтого *L. luteus* L. и люпина многолистного *L. polyphyllus* Lindl. изредка можно встретить в колхозах Судиславского и Островского районов, на учебно-опытных полях и участках учебных заведений. Их используют как сидеральные растения, кроме того, люпин многолистный часто встречается как декоративное растение. Недавно занесена в область и фацелия пижмолистная *Phacelia tanacetifolia* Benth. Она изредка выращивается как медоносное растение, например в 1964 г. в колхозе им. Ильича Судиславского района у дер. Гусево ею было занято целое поле. Люцерна посевная — *Medicago sativa* L. за последние годы появилась на учебно-опытных участках учебных заведений и на опытных полях.

Из овощных культурных растений к числу новых относятся помидоры, дыни, арбузы, баклажаны. Помидор или томат съедобный *Lycopersicum esculentum* Mill. в заметных размерах начали выращивать лишь после революции. В настоящее время это культурное растение получило повсеместное распространение и широко вошло в практику местного овощеводства. Дыня обыкновенная *Cucumis melo* L. и арбуз обыкновенный *Citrullus vulgaris* Schrad. находятся еще в начальной стадии акклиматизации. Они выращиваются на небольших площадях в разных пунктах области: в г. Костроме на областной станции юных натуралистов, на приусадебном участке любителя В. А. Шаумяна, в Богчинском детском доме близ Галича и в других местах. Изредка можно встретить баклажан *Solanum melangena* L. например, в Костроме на учебно-опытном участке педагогического института, на приусадебных участках.

За последние 50 лет сильно пополнился видовой состав плодово-ягодных растений. Здесь особенно отчетливо заметна роль любителей-опытников садоводства. На своих

приусадебных участках и в коллективных плодово-ягодных садах они выращивают многие виды плодово-ягодных растений, которых не знали до революции в Костромской губернии (груша, слива, черешня, виноград, облепиха и ряд других).

Груша обыкновенная *Pirus communis* L. выращивается в Костроме на станции юных натуралистов и любителями садоводами В. А. Шаумяном, М. М. Горчаковым, в Макарьеве — А. И. Шмаковым и другими. М. М. Горчаков акклиматизировал сорт 'Бере зимняя Мичурина'. Более распространена слива домашняя *Prunus domestica* L., ее выращивают в Костроме на станции юных натуралистов и садоводы-любители В. И. Воскресенский, В. А. Шаумян, И. С. Смирнов, в Галиче — Г. Н. Теплов, в Вохме — А. И. Васьков. Черешня *Cerasus avium* (L.) Moench растет в Костроме на станции юных натуралистов и на приусадебных участках, в Малышкове, близ Костромы, и в Нерехте. Терн, или слива колючая *Prunus spinosa* L. растет в Макарьеве у любителя-садовода А. И. Шмакова, а тернослива, или слива ненастоящая *Prunus insititia* L. — близ Костромы в Малышкове у Хмельницкой. Хорошо прижилась облепиха крушиновидная — *Hippophaë rhamnoides* L. в Макарьеве у А. И. Шмакова, в Мантурове — у Н. М. Иванова, в Костроме — у В. А. Шаумяна. Успешно акклиматизируется лимонник китайский *Schizandra chinensis* (Turcz.) Baill. в Вохме А. И. Васьковым, в Макарьеве — А. И. Шмаковым. Хорошие урожаи дает рябина черноплодная *Sorbus melanocarpa* Neunh. в Костроме на областной станции юных натуралистов и у ряда любителей-садоводов. Плоды этого растения ежегодно продаются на рынках Костромы.

Большое внимание уделяется акклиматизации винограда культурного *Vitis vinifera* L. Более 10 лет выращивают это растение и собирают урожай в Костроме областная станция юных натуралистов, В. А. Шаумян, М. М. Горчаков и В. И. Воскресенский, в Макарьеве — А. И. Шмаков, в Шарье — А. В. Пузырев, в Мантурове — Н. М. Иванов, близ Галича — Богчинский детский дом. Широкое распространение в практике ягодоводства получила земляника ананасная *Fragaria ananassa* Duch. (*F. grandiflora* Ehrh.) под названием земляники крупноплодной. Она выращивается на значительных площадях, особенно в районе Костромы. Акклиматизируются и некоторые другие виды плодово-ягодных растений, например шелковица *Morus* sp., айва обыкновенная *Cydonia oblonga* Mill., орех серый (грецкий орех серый) *Juglans cinerea* L.

Но все же за последние десятилетия больше всего занесено декоративных растений. Из декоративных деревьев новыми для области являются ель американская колючая, туя западная, клен ясенелистный, липа крупнолистная и ряд других. Ель американская колючая *Picea pungens* Engelm. более 30 лет растет и уже плодоносит в парке поселка им. Трифоныча Костромского района, недавно высажена в парках и скверах городов Костромы и Нерехты. Туя западная *Thuja occidentalis* L. тоже хорошо прижилась и обильно плодоносит в том же поселке им. Трифоныча и в палисадниках некоторых домов в Костроме. За последние годы это растение посажено в новых парках и скверах.

Клен ясенелистный *Acer negundo* L. в Костроме появился очень недавно. Он привлек внимание своим быстрым ростом и получил широкое распространение. Липа крупнолистная, ее же называют сердцелистной и европейской, *Tilia platyphyllos* Scop. хорошо прижилась в парке поселка им. Трифоныча. Один из американских боярышников *Crataegus submollis* Sarg. длительное время растет в Костроме в зеленых насаждениях детского санатория по Галичской улице и в палисадниках некоторых домов. Боярышник однопестичный *Crataegus monogyna* Jacq. недавно высажен и хорошо растет в парке в центре Костромы. Лесовод Костромского лесхоза Г. П. Афанасьев с 1939 г. занимается акклиматизацией дальневосточного амурского бархатного дерева *Phellodendron amurense* Rupr. В 1959 г. дереву первой посадки было 20 лет, оно достигло в высоту 9 м, в диаметре 24 см и начало цвести. Другое дальневосточное дерево орех маньчжурский *Juglans manshurica* Maxim. уже длительное время успешно акклиматизируется на станции юных натуралистов в Костроме и в лесхозе в Судиславле.

Еще больше занесено в область декоративных кустарников: караганник кустарниковый, или дереза, пузыреплодник, или пузырчатник калинолистный, ирга овальнолистная, сирень венгерская, снежноягодник белый и многие другие. Караганник кустарниковый, или дереза *Caragana frutex* (L.) C. Koch и пузыреплодник калинолистный *Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim. встречаются во многих парках, скверах и в палисадниках около домов в Костроме и других населенных пунктов. За последние годы эти два кустарника начали высаживать в снегозащитной полосе вдоль железнодорожной линии Кострома—Галич и на перегоне Кострома старая—Каримово. Ирга овальнолистная *Amelanchier ovalis* Med. (*A. rotundifolia* [Lam.] Dum.-Cours.) широко распространена в палисадниках около домов в Костроме и Мантурове, отмечена в парке при музее им. Островского в Щелыкове и в деревнях Судиславского района. Сирень венгерская *Syringa josikaea* Jacq. за последние годы посажена и хорошо растет в нескольких парках Костромы, в палисадниках около домов. Более старые посадки этого растения хорошо развиваются в парке поселка им. Трифоныча Костромского района. В Костроме в палисаднике около одного дома по улице Свердлова, в палисаднике около здания бывшей хирургической больницы по улице Кооперации и на территории областной станции юных натуралистов обращает на себя внимание девичий или дикий виноград пятилисточковый *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Phlanch. Это растение представляет значительный интерес. В парке при дер. Кирово Костромского района отмечена гордовина цельнолистная *Viburnum lantana* L.

Не так давно во вновь создаваемых и частично в старых парках и скверах гг. Костромы и Нерехты начали разводить снежноягодник белый *Symphoricarpos albus* (L.) Blake., клен татарский *Acer tataricum* L., клен гиннала (приречный клен) *A. ginnala*

Maxim., розу собачью *Rosa canina* L., вишню Бессея (вишню песчаную) *Cerasus besseyi* Bailey. Все эти кустарники хорошо прижились и развиваются вполне нормально. Успешно растет также недавно занесенная в Кострому в качестве декоративного кустарника смородина золотистая *Ribes aureum* Pursh. Ее можно встретить на станции юных натуралистов, в палисадниках около домов, на учебно-опытном участке désinститута. В зеленых насаждениях г. Нерехты встречается лох серебристый *Elaeagnus argentea* Pursh, а в Костроме на набережной бывшей р. Костромы высажен лох узколистный *E. angustifolia* L. Раньше других и, видимо, еще до революции были занесены в бывшую Костромскую губернию чубушник душистый (бледный) *Philadelphus coronarius* L., который часто называют «диким жасмином», жимолость татарская *Lonicera tatarica* L., рябинник рябинолистный *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. и виды спиреи.

Сильно обогатился за последние 50 лет видовой состав декоративных травянистых растений как многолетних, так и однолетних. В краткой статье не представляется возможным даже назвать эти растения. В настоящее время в Костроме только из одного семейства сложноцветных выращивается более 25 видов декоративных травянистых растений, большая часть из них появилась за последние 1—3 десятилетия. Для примера приведем некоторые виды. Кларкия изящная *Clarkia elegans* Dgl. нередко встречается около домов, в парках, скверах, на учебно-опытных участках. Горец сахалинский *Polygonum sachalinense* Fr. Schmidt растет в парке у фабрики «Знамя труда», на кладбищах, около домов. Часто встречаются пиретрум девичий *Pyrethrum parthenium* Sm., рудбекия *Rudbeckia laciniata* L., ноготки *Calendula officinalis* L. и др.

Начиная с 1949 г. были проведены значительные работы по акклиматизации лекарственных растений. В этом направлении много сделала Е. М. Ильина (1959). На протяжении более 10 лет на учебно-опытном участке пединститута в Костроме она успешно выращивала ряд занесенных растений, которые здесь произрастают и по настоящее время: качим метельчатый *Gypsophila paniculata* L., лаванда аптечная *Lavandula officinalis* Chaix., кориандр посевной *Coriandrum sativum* L., миррис душистая *Myrrhis odorata* (L.) Scop., горчица сарептская *Brassica juncea* (L.) Czern., лобелия сидячелистная *Lobelia sessilifolia* Lamb., канатник Теофраста *Abutilon theophrasti* Medic., красавка белладонна *Atropa belladonna* L., наперстянка желтая *Digitalis lutea* L., наперстянка ржавая *D. ferruginea* L., подофилл гималайский (подофилл Эмода) *Podophyllum emodi* Wall., белена белая *Hyoscyamus albus* L., касатик солончаковый *Iris halophila* Pall. и др. А. В. Александрова (Александрова, 1960; Соколов и Александрова, 1963) акклиматизировала в условиях Костромы завезенное из горных районов Китая новое ценное лекарственное растение скополию тангутскую *Scopolia tangutica* Maxim.; она много сделала по изучению биологии и агротехники этого растения. Хорошо растут также на учебно-опытном участке пединститута в Костроме скополия гималайская *S. lurida* Dunal. и скополия карниолийская *S. carniolica* Jacq., которые акклиматизированы Александровой параллельно со скополией тангутской.

А. А. Исакова и Е. М. Краснова (1955) на протяжении ряда лет проводили работы по акклиматизации кормовых водных растений цицании водяной (риса озерного) *Zizania aquatica* L. и цицании широколистной (риса широколистного) *Z. latifolia* Turcz. (*Z. aquatica* var. *latifolia* Kom.). Их опытами убедительно доказано, что при наличии необходимого ухода эти два вида растений хорошо произрастают в водоемах юго-западной части Костромской области.

Литература

Александрова А. В. (1960). К биологии *Scopolia tangutica* Maxim. Бот. журн., 11. — Белозеров П. И. (1957). О распространении сорняков из семейства амарантовых на север европейской части СССР. Бот. журн., 3. — Белозеров П. И. (1960). О распространении некоторых видов сорных растений на северо-восток европейской части СССР. Бот. журн., 8. — Дюбюк Е. (1918). Леса, лесное хозяйство и лесная промышленность Костромской губернии. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местн. края, 10. — Жадовский Е. А. (1914). Ботанические исследования в Костромской губернии летом 1913 года. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местн. края, 2. — Жадовский А. Е. (1915). Обзор литературы по флоре Костромской губернии. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местн. края, 4. — Жадовский А. Е. (1920а). Растительность Костромской губернии. Тр. по установл. губерн., уездн. и волостн. границ по экономич. призн., 4. — Жадовский А. Е. (1920б). Экологический спектр Костромской флоры. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местн. края, 16. — Ильина Е. М. (1959). Некоторые данные о выращивании лекарственных растений в Костроме. Уч. зап. Костромск. гос. пед. инст., 5. — Исакова А. А., Е. М. Краснова. (1955). Водяной рис в Костромской области. — Косинский К. (1915). Список сосудистых споровых и цветковых растений Костромской губернии. Изв. Бот. сада Петра Великого, 15, 1, 5—6. — Мейснер И. Ф. (1899). Материалы для флоры Костромской губернии. Матер. к познанию фауны и флоры Российск. империи, отд. бот., 3. — Миндовский В. (1924). Древесные породы Костромского края. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местн. края, 33. — (Соколов В. С. и А. В. Александрова). Socolow W. S. u. A. V. Alexandrowa. (1963). *Scopolia tangutica* Maxim. — eine neue wertvolle alcaloidführende Pflanze. Abhandl. Deutsh. Akad. Wissenschaften zu Berlin, Chem. Geol. u. Biol., 4.

Костромской
государственный педагогический
институт им. Н. А. Некрасова.

(Получено 18 I 1965).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.174 : 582.26 : 019.941 (048)

Т. В. Седова

ПИРЕНОИД, ЕГО СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

С 1 рисунком

T. V. SEDOVA. PYRENOID, ITS STRUCTURE AND FUNCTIONS

Образование, впоследствие получившее название пиреноида, впервые обнаружил Воше (Vaucher, 1803), а затем Браун (Braun, 1850). Пашер (Pascher, 1927) писал, что пиреноид остается самым таинственным и непонятным образованием клетки. Его сначала обнаружили только у водорослей, но затем он был найден также у печеночных мхов из порядка *Anthocerotales*. При более детальном изучении клеток водорослей было установлено (Bold, 1951), что пиреноид имеется у подавляющего большинства представителей *Chlorophyta*, у некоторых *Bacillariophyta*, *Xanthophyta*, *Dinophyceae*, *Bangiales*, *Nemalionales* и *Ectocarpales* и отсутствует у *Microspora*, *Vaucheria*, некоторых *Siphonales* и у большинства *Phaeophyta* и *Rhodophyta*. Однако, как указывает Ольтманс (Oltmanns, 1923), едва ли можно назвать хотя бы одно семейство водорослей, в котором не имелось бы беспиреноидных форм. Палла (Palla, 1894) описал беспиреноидный род у конъюгат, которые обычно отличаются образованием типичных пиреноидов. Не имеют пиреноида также род *Chloromonas*, некоторые представители *Chlamydomonas* и *Spermatozopsis*, некоторые *Polyblepharidales*. Часто встречаются беспиреноидные формы и у *Pleurococcus*, *Ulotrichales*, *Siphonales*. *Bryopsis* обладает прекрасно развитым пиреноидом, а у близкородственного рода *Codium* он отсутствует. *Flagellatae*, как правило, обладают отчетливым пиреноидом, но в роде *Euglena* обнаружен ряд беспиреноидных видов с многочисленными мелкими хроматофорами.

Первое детальное исследование пиреноида опубликовал Шмитц (Schmitz, 1882), он охарактеризовал пиреноид как округлое или линзообразное тело, расположенное в хроматофоре водорослей и играющее роль центра образования крахмала. В этом определении подчеркивается специфичность данного образования для клеток водорослей, определяется основная функция пиреноида как основного источника накопления крахмала в клетке и отмечается тесная связь между пиреноидом и хроматофором. Он установил, что пиреноиды располагаются в виде бесцветной массы в веществе хроматофора. Они, по-видимому, состоят из белкового вещества, которое отлично от аналогичных веществ хроматофора и других протоплазматических органоидов; для пиреноидов пригодны обычные фиксаторы, они окрашиваются большим числом ядерных красителей. На основании такого характера окрашивания Шмитц сделал вывод о нуклеиновой природе пиреноида. Мейер и Шимпер (Meyer, 1883; Schimper, 1883) оспаривали этот взгляд. Они считали, что пиреноиды ряда водорослей — *Bryopsis*, *Cladophora*, *Ulothrix* и других являются кристаллоидами, но не дающими характерного для кристаллов двойного лучепреломления, и поэтому назвали их «pyreno-crystal». Такого же взгляда на природу пиреноида придерживался и Смит (Smith, 1914), изучавший *Scenedesmus*. В дальнейшем сторонники кристаллоидной природы пиреноида пытались преодолеть трудности такой его трактовки, предположив, что кристаллоидное тело пиреноида погружено в бесцветную аморфную массу, что было обнаружено Клебаном (Klebahn, 1892) у *Oedogonium* и Гиеронимусом (Hieronymus, 1892) у *Dicranochaete*. Шерер (Scherrer, 1914) предполагал, что кристаллоид представляет собой включение в собственно пиреноиде. Шмитц (1882), Гейтлер (Geitler, 1926b) и Чурда (Czurda, 1928) рассматривали пиреноид как массу резервного протеина. В пользу этого говорят следующие факты: окрашивание его ядерными красителями, отсутствие или наличие пиреноидов у близкородственных видов, постепенное исчезновение их в ходе формирования репродуктивных клеток, при истощении питательной среды, и увеличение объема пиреноида в клетках, хорошо обеспеченных питательными веществами. Однако очень часто пиреноиды, например у конъюгат, уменьшаются в размерах в покоящихся клетках, где, казалось бы, должно происходить накопление ре-

зервного протеина, и наоборот, согласно Гейтлеру (1926б), они увеличиваются в числе во время активного клеточного деления, когда происходит расход продуктов запаса, как например у *Carteria*. Таким образом, утверждение, что пиреноид является массой резервного протеина, нельзя считать доказанным. Штейнеке и Зигеншпек (Steinecke u. Ziegenspeck, 1928) даже рассматривали пиреноид как вместилище ферментов, что встретило возражение со стороны Чурда. Интересной особенностью пиреноида является его способность при определенных условиях исчезать и образовываться вновь, на чем подробнее мы остановимся ниже. Это обстоятельство было веским доказательством в пользу неживой природы пиреноида. Однако редкие случаи угловатой формы пиреноида, сжатие его после обработки спиртами и, наконец, способность делиться говорят против кристаллоидной природы пиреноида. Гейтлер (1926б) указывал, что имеется достаточно фактов как в пользу кристаллоидной природы пиреноида, так и против. В настоящее время большинством исследователей поддерживается мнение, что пиреноид является типичной клеточной органеллой, которая выполняет определенные функции.

Положение пиреноида. Без сомнения, пиреноиды связаны как с жизненно важными органеллами, так и со всей внутренней архитектоникой клетки. Шадефо (Chadefaud, 1941) первым обратил внимание на существование подобных корреляций у эвгленовых. Пашер (1927) использовал в качестве систематического признака рода *Chlamydomonas* расположение пиреноида в отношении оси клетки. Длительное время считалось, что пиреноид может располагаться только в хроматофоре. В ходе дальнейшего изучения пиреноидов было установлено, что их местоположение не так строго фиксировано.

Пиреноиды могут располагаться на поверхности хроматофора. Такие пиреноиды известны у некоторых представителей красных водорослей, например *Acrochaetium caespitulosum* (Schussnig, 1960), у *Chlamydomonas nasuta* (McKater, 1929). Многие бурые водоросли имеют булавовидные пиреноиды с заостренными выростами, с помощью которых они прикрепляются к наружной поверхности пластиды. Известны погруженные пиреноиды. Они расположены в особом углублении на поверхности хроматофора. Подобные пиреноиды характерны для некоторых видов *Vaucheria*. Пиреноиды *Botrydium granulatum*, *Schizonema* (Schussnig, 1960), *Bumilleria sicula* (Коршиков, 1930), многих золотистых водорослей — *Chrysonebula holmesii* (Lund, 1953), *Ruttnera chadefaudii*, *Chrysobotrys feldmannii* (Bourrelly et Magne, 1952), зооспор *Pleurochrysis scherffelii* (Pringsheim, 1955) — расположены на внутренней поверхности хроматофора. Такое положение пиреноида характерно для *Chromulina*, *Gleochrisis*, *Mallomonas*, *Hydrurus*, *Syracosphaera*. У *Ochrosphaera* пиреноид при помощи выроста подвешен к конусообразному утолщению внутренней поверхности чашевидно изогнутого хроматофора.

Пиреноиды могут располагаться вне хроматофора, в цитоплазме клетки. Подобные пиреноиды встречаются у некоторых апохлорических (бесцветных) водорослей, например *Geosiphon*. Правда, такое положение пиреноида является вторичным, ибо принято считать, что центры образования пиреноидов всегда располагаются только в хроматофоре, в его активных центрах. Впоследствии пиреноиды могут покидать пределы хроматофора, располагаясь либо на его поверхности и сохраняя с ним связь, либо в протоплазме клеток и становясь автономными образованиями.

Форма пиреноида. Шмитц указывал, что характерной формой пиреноида является круглая. Мейер и Шимпер на примере *Bryopsis*, *Cladophora*, *Mougeotia*, *Ulothrix* и *Spirogyra majuscula* опровергли это утверждение; перечисленные водоросли имеют пиреноиды неправильной формы, хотя в данных Шмитца, по крайней мере относительно *Spirogyra*, сомневаться не приходится. Поэтому остается предположить, что разные виды спирогиры имеют различные по форме пиреноиды, либо форма пиреноида может меняться в зависимости от состояния организма, либо Шмитц употребляет термин «круглый» не в точном геометрическом смысле. Действительно, Чурда (1928) удалось подтвердить довольно сильную изменчивость формы пиреноидов у некоторых видов *Spirogyra* (*Sp. varians*, *Sp. weberi*, *Sp. tenuissima*, *Sp. setiformis*, *Sp. majuscula*), а также у *Cladophora*, *Oedogonium*, *Bryopsis* и т. д. Форма пиреноида может меняться в зависимости от стадии развития клетки, как например у *Chlamydomonas* sp., *Chlorogonium elongatum*, *Ch. euchlorum*, *Haematococcus pluvialis*. Тимберлейк (Timberlake, 1901) заметил у *Hydrodictyon*, а Болд (Bold, 1930) у *Chlorococcum infusionum*, что в период интенсивного крахмалообразования пиреноид имеет неправильную форму. Варьирование формы пиреноида, вероятно, обусловливается изменчивостью вязкости пиреноида и хроматофора, изменениями поверхностного натяжения и многими другими пока неизвестными внутренними факторами.

Кроме круглых, известны пиреноиды многоугольные, как например у *Oedogonium boscii* (Klebahn, 1892), *Phacotus angustus*, *Lobomonas bernandinensis*, *Chlamydomonas intermedia* (Chodat, 1913). Иногда пиреноиды бывают палочкообразной формы — у *Netrium*, *Cylindrocystis* и др. Кольцевидные пиреноиды характерны для *Chlamydomonas angulata*, *Ch. braunii*, *Ch. parallelistriata*. Чашевидный пиреноид обнаружил Циммерман (Zimmermann, 1923) у *Platymonas tetrathele* и *Prasinocladus lubricus* S. Подобный тип пиреноида описал Гейтлер (1924а) у *Acanthosphaera zachariasii* и *Prasinocladus lubricus*, назвав его полярным. Кроме того, была обнаружена (Tschermak-Woess, 1953) своеобразная форма пиреноида — от голововидной до вытянутой — у *Naviculoideae*.

Число пиреноидов в клетке. В некоторых обзорных работах имеется указание (Iyengar, 1951), что клетки малого размера с маленьким хроматофором обычно имеют по одному пиреноиду. Однако известно очень много исключений из этого правила: у некоторых форм с мелкими клетками в каждом хроматофоре большое количество пиреноидов (*Chlamydomonas sphagnicola*, *Carteria coccifera*, *Chlorogonium euchlorum*, *Eudorina*), а клетки с крупным хроматофором имеют по одному пиреноиду и лишь иногда встречается по два-три (*Oedogonium*, *Mougeotia*, *Pithophora*).

По числу пиреноидов в клетке можно различать две группы водорослей: 1) с небольшим, но постоянным числом (например, *Asterococcus*, *Chlamydomonas*, *Zygnema*, *Mesotaenium*, *Mougeotia*, *Hyalotheca*, некоторые виды *Cosmarium* и *Closterium*); 2) с большим, но непостоянным числом (*Cladophora*, *Oedogonium*, *Hydrodictyon*, *Draparnaldia*, *Sphaeroplea*, *Micrasterias* и т. д). Стабильность числа пиреноидов является понятием относительным. Отклонения особенно часто встречаются в чистых культурах, выращиваемых на искусственных средах. Например, при фрагментации пиреноида в процессе деления клетки в дочернюю клетку может попасть не один, а два или несколько фрагментов, как указывал Болд (1930) относительно *Chlorococcum infusionum*. При выращивании некоторых водорослей на органических средах, богатых соединениями углерода, согласно наблюдениям Гартмана (Hartmann, 1919), в хроматофоре может образоваться вместо двух 8—24 пиреноида, как у *Chlorogonium elongatum*, который тогда становится неотличимым от *Ch. euchlorum*. Наоборот, у *Ch. euchlorum* при выращивании на растворе Кнопа происходит редукция числа пиреноидов до двух.

Величина пиреноидов. Размеры пиреноидов очень колеблются в зависимости от организмов. Наиболее крупные пиреноиды, около 8—12 μ, известны у *Spirogyra setiformis* и *S. varians*, а очень мелкие, в 1—3 μ встречены у *Volvox*. Наблюдаются известные колебания размеров пиреноида и в пределах одного объекта. У водорослей с небольшим и постоянным числом пиреноидов в одной и той же клетке наряду с одним крупным пиреноидом имеется несколько мелких. У водорослей с большим и непостоянным числом пиреноидов размер их колеблется в более широком диапазоне и можно найти все переходы от самых крупных до очень мелких.

Подобно любой другой клеточной органелле, пиреноид может расти. Детально этот вопрос был рассмотрен Петершилкой (Peterschilka, 1922) на примере *Mougeotia*. Он установил статистически достоверную разницу в размере старых и молодых пиреноидов. На увеличение размера пиреноида в период роста клетки указывал Чурда (1928). Было установлено (Steinecke u. Ziegenspeck, 1928; Jónsson, 1962; Bisalputra a. Weier, 1964), что в период интенсивного функционирования пластиды происходит постепенное увеличение размера пиреноида и соответственное утолщение амилогенной оболочки вокруг него. У молодых пиреноидов амилогенная оболочка небольшой толщины, в более старых она становится массивнее. Размеры пиреноида находятся также в прямой зависимости от внешних условий. Чурда (1928) обнаружил у *Spirogyra* изменение величины пиреноида при резких сменах внешних воздействий. У *Chlamydomonas* подобное явление наблюдается при переходе к автотрофному типу питания. Драверт и Микс (Drawert u. Mix, 1961) сообщили об уменьшении размера пиреноидов под действием антибиотиков типа стрептомицина и лейкомицина у *Micrasterias rotata*.

Величина пиреноида зависит и от такого внешнего фактора, как свет. Эрнст (Ernst, 1904а) наблюдал исчезновение пиреноида у *Derbesia* в культуре при недостаточном количестве света, а при хорошем освещении пиреноид опять появлялся. Клебс (Klebs, 1891) наблюдал у *Hydrodictyon* постепенное уменьшение пиреноидов до едва заметных точек при выращивании культуры на свету средней интенсивности, а на ярком свету они становились крупными и блестящими. Данжар (Dangeard, 1921) обнаружил исчезновение пиреноидов у *Scenedesmus acutus* при длительном выращивании в темноте и появление вновь после четырех дней световой экспозиции. Это же явление обнаружил Болд (1930) у *Chlorococcum infusionum*, Копетцки-Рехтперг (Kopetzky-Rechtperg, 1954) у *Netrium digitus*, Прингсхейм и Ховазе (Pringsheim a. Hovasse, 1948) у *Euglena gracilis*. Уменьшение размеров пиреноидов вплоть до их полной резорбции может наступить перед образованием эндогенных (репродуктивных) клеток.

Установлено, что размер пиреноида в известных границах является характерным для одного и того же вида водоросли. Колебания его величины зависят от стадии развития и условий выращивания, поэтому, как указывает Чурда (1928), при изучении пиреноида необходимо сравнивать организмы, находящиеся в одинаковом физиологическом и морфологическом состоянии (на одинаковом возрастном этапе и т. п.).

При изучении величины и числа пиреноидов было установлено, что между этими двумя признаками существует определенная сопряженность: при увеличении числа пиреноидов в клетке, стабильной по объему, размеры каждого пиреноида уменьшаются. Впервые это было обнаружено Гартманом (1919) у *Chlorogonium elongatum* и *Ch. euchlorum*. Создается впечатление, что отношение массы пиреноидного вещества к массе клетки является величиной постоянной. Это позволило высказать предположение о существовании определенного соотношения между массой клеточного и пиреноидного вещества, подобно тому, как существует ядерно-плазменное соотношение. Но это положение до сих пор осталось недоказанным.

Структура пиреноида. При наблюдении за пиреноидом на живом материале отчетливо выявляются центральное тело и амилогенное кольцо; однако довольно часто можно встретить пиреноиды и без амилогенного кольца, называемые голыми. Такие пиреноиды встречаются среди *Chrysophyta*, *Bacillariophyta*, *Euglenophyta*, *Bangioideae* и *Florideae*.

Предполагается, что такие различия в строении пиреноида обусловлены местом накопления продуктов ассимиляции (крахмал, парамилон, масло). Если продукты ассимиляции располагаются в хроматофоре, то вокруг пиреноида образуется оболочка; если же продукты ассимиляции накапливаются вне хроматофора, то пиреноид голый.

У многих пиреноидов, которые считались раньше голыми, обнаружена в настоящее время узкая кайма, состоящая из продуктов ассимиляции. У красной водоросли *Nemalion multifidum* пиреноид окружен кольцом из маленьких липопротеидных капелек. У бурой водоросли *Pylaiella littoralis* пиреноид окружен прозрачной оболочкой, растворяющейся в процессе фиксации и обработки клеток. Вообще сейчас многие исследователи склонны считать, что строение голых пиреноидов гораздо сложнее, чем казалось на первый взгляд.

Первоначально центральная часть пиреноида считалась гомогенной, лишенной всякой структуры. Однако постепенно стали накапливаться данные о наличии структуры. Так, Волленвебер (Wollenweber, 1908, 1926) обнаружил радиальную структуру в пиреноиде *Haematococcus droebasensis* и *Chlamydomonas pulsatilla*, которая, однако, исчезает во время интенсивного деления клеток. На отсутствие гомогенности и неравномерность окрашивания пиреноида в период крахмалообразования указывали Лютман (Lutman, 1910) для *Closterium* и Смит (Smith, 1916a) для *Pediastrum*. Мак Катер (McKater, 1929) обнаружил сетчатую структуру в пиреноиде *Chlamydomonas nasuta*.

Чермак-Войс (Tschermak-Woess, 1953) обнаружила в пиреноидах ряда диатомовых (*Calonies amphisbaena*, *C. silicula* var. *alpina*, *Diploneis domblittensis* var. *subconstricta*, *D. oculata*, *Pinnularia mesolepta*, *Navicula* sp.) перпендикулярно направленные друг к другу простые или разветвленные «канальцы», которые создают специфический для вида узор пиреноида.

Пиреноиду приписывается еще одна структура — кинетическая гранула или пиреноидная центриоль. Она была описана в пиреноиде *Prasinocladus lubricus* (Zimmermann, 1925), *Ectocarpus sibiculosus* (Knight, 1929), *Anadyomene stellata*, *Eremosphaera viridis*, *Caulerpa racemosa* и *Ectocarpus confervoides* (Chadefaud, 1941).

В результате тщательных исследований Гейтлера (1926б), Чурды (1928), Шадефо (1941) и Шусснига (Schussnig, 1960) выяснилось, что пиреноид имеет довольно сложное строение и в нем можно различить: 1) основное вещество, так называемый пиренофор пластидной природы и 2) включенную в него одну или несколько отдельностей или пиренозом, которые немецкими авторами обозначаются как «пиреноидные зерна» (Pyrenoidkörner).

Чурда и Шадефо считают, что амилогенное кольцо является прерывистым и обеспечивает как рост пиреноида, так и связь центрального тела с хроматофором. Как указывает Гейтлер, существует соответствие между числом пиренозом и амилогенных пластинок. Детализируя это положение, Джонсон (Jónsson, 1962) установил функциональную зависимость между этими частями пиреноида: в молодых пиреноидах пиренозомы представлены, как правило, рудиментами или отсутствуют совсем и амилогенный слой еще очень тонкий, в более взрослых пиреноидах происходит увеличение числа пиренозом и одновременно амилогенный слой становится более массивным. Чурда (1928) отрицает существование подобной закономерности; он, в частности, указывает, что пиреноид может временно терять крахмальную оболочку и продуцировать новую, состоящую из значительно большего числа амилогенных пластинок, чем прежде.

Пиреноиды, образованные пиренофором с единственной пиренозомой, называются простыми. Они характерны для протококковых. Пиреноиды, состоящие из пиренофора с двумя более или менее линзообразными или плосковыпуклыми пиренозомами, Гейтлер называет двудольными. Они обнаружены у *Tetraspora lubrica* (McAllister, 1913; Geitler, 1926b), *Heteromastix angulata* (Коршиков, 1924), *Stylopshaeridium stipitatum*, *Cladophora* (Geitler, 1925), *Dictyosphaerium pulchellum* (Geitler, 1925, 1926b), *Enteromorpha compressa* (Geitler, 1926b), *Chlamydomonas binoconvexa* (Pascher, 1927) и др. Пиреноиды *Pyramimonas montana*, *Chlorogonium elongatum*, *Stigeoclonium* и многих диатомовых, например *Gomphonema parvulum*, имеют большое число пиренозом и называются многодольными.

Местоположение пиреноидов, число их, положение пиренозом и амилогенных пластинок служат критериями для выделения различных типов пиреноида. Гейтлер (1926б) впервые сделал попытку свести все многообразие пиреноидов в определенную систему. Он различает: I) голые пиреноиды: 1) в хроматофоре, 2) вне хроматофора; II) пиреноиды с амилогенной оболочкой: 1) в хроматофоре: А) простые, Б) составные: а) двудольные, б) четырехдольные, +) полярные, ++) неполярные; 2) вне хроматофора.

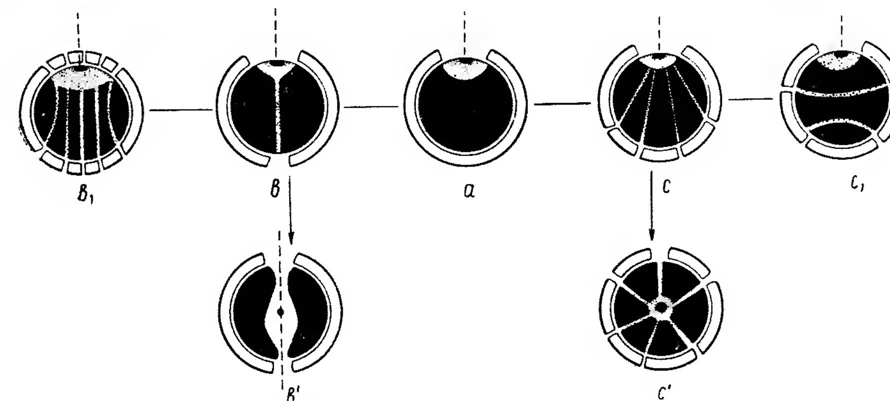
При исследовании пиреноидов вольвоксовых Пашер (1927) обнаружил в пределах этой группы большое многообразие типов, которое он свел в следующую систему: I) пиреноид свободный; II) пиреноид погруженный: 1) окруженный: а) простой оболочкой, б) двустворчатой оболочкой, в) многостворчатой оболочкой; 2) пиреноид голый: а) двудольный, б) сложный.

Несколько отличную классификацию пиреноидов приводит Шадефо (1941). Он различает: а) пиреноид простой (тип *Enteromorpha clathrata*), б) пиреноид чечевицеобразный с двумя плосковыпуклыми пиренозомами (тип *Rhizoclonium*), в) пиреноид полипирамидально-глобулярный с многочисленными пирамидальными пиренозомами, отходящими от геометрического центра пиреноида (тип *Oedogonium*), г) пиреноид полипирамидально-пупковый (polypyramidaux ombiliqués) с многочисленными пирамидальными пиренозомами, отходящими от точки, расположенной на периферии пиреноида (тип *Platymonas tetrathela*), д) пиреноид поясковый с пиренозомами в виде складчатых дисков (тип *Hormidium*).

Шусcниг (1960) классифицирует пиреноиды в зависимости от положения по отношению к пластиде, по наличию или отсутствию амилогенной оболочки, по ее составу и, наконец, по составу самого пиреноида. Он различает: I) голые пиреноиды: 1) в пластиде (интерпластидные) — а) простые, б) сложные; 2) на поверхности пластиды (экзопластидные); II) пиреноиды с амилогенной оболочкой: 1) в пластиде — А) простые, Б) сложные: а) двудольные, б) четырехдольные, +) полярные, ++) неполярные; 2) вне пластиды (экстрапластидные).

Особый тип пиреноида был обнаружен у *Euglena*. На поперечном срезе пластид *E. americana* пиренофор представляет собой суженное место пластиды, к обеим сторонам которой прикрепляется по пиренозоме. Парамилон прилегает к изогнутым в виде полусфер пиренозомам. У *Phacus purum* имеется только одна пиренозома и соответственно одна полусфера парамилона на наружной стороне. В некоторых случаях, как например, у *Euglena deses* и *E. terricola*, пиреноиды могут редуцироваться вплоть до плоских пиренозом без полусфер парамилона. Такие пиреноиды, по-видимому, соответствуют дополнительным пиреноидам типа *Euglena archaeoplastidiata*.

Все попытки связать тип пиреноида с систематическим положением водорослей пока оказались безуспешными: например, к типу полипирамидально-глобулярному относятся водоросли, далеко отстоящие по своему систематическому положению *Stigeoclonium*, *Chlamydomonas*, *Urospora*, *Spongomorpha*, *Oedogonium*, ряд родов из



Взаимосвязь между различными типами пиреноида по Шадефо (Chadefaud, 1941).

Объяснения в тексте.

Conjugatae, *Acrosiphonia* и т. д.); с другой стороны, как отмечает Пашер (1927), у вольвоксовых, т. е. в пределах одной систематической группы, могут встречаться разные типы пиреноидов.

Шадефо (1941) рассмотрел возможные пути эволюции типов пиреноида. Исходным типом является простой пиреноид (см. рисунок, *a*). Он мог дать начало чечевицеобразному пиреноиду (*b*), у которого центр очень часто располагается в геометрическом центре пиреноида (*b'*). В результате деления пиренозомы простого пиреноида на две, а может быть и на большее количество дискообразных пиренозом возможен переход к поясковому типу пиреноида (b_1). При радиальной поляризации основного типа может возникнуть пирамидально-пупковый пиреноид (*c*); если же пиренозомы сходятся в геометрическом центре пиреноида, то возникает полипирамидально-глобулярный тип (*c'*). Возможно также, что некоторые пиреноиды пояскового типа представляют собой модифицированные полипирамидальные пиреноиды, пирамидальные пиренозомы которых располагаются ярусами и каждый ярус представляет своего рода диск (c_1).

Исследование структуры пиреноида с помощью электронного микроскопа. Исследования пиреноида в электронном микроскопе значительно расширили знания о его строении. При изучении деталей строения не удалось обнаружить пиренозом. Оказалось, что строма пиреноида состоит из фибриллярных элементов толщиной 80±20 Å и отличается от стромы хлоропласта лишь более высокой плотностью. В пиреноиде, как и в хлоропласте, были обнаружены двойные ламеллы, чаще называемые дисками или тилакоидами, которые в свою очередь оказались состоящими из элементарных или тонких ламелл толщиной 60—100 Å (Ueda, 1961). Толщина диска определяется толщиной элементарных ламелл и расстоянием между ними.

В хлоропласте водорослей диски, как правило, собраны в пучки. Число дисков в пучке колеблется от 2—3 до 20—80 в зависимости от объекта. Образований, сходных с гранами высших растений, у водорослей не обнаружено.

В настоящее время большинство исследователей считает, что диски пиреноида являются продолжением дисков хлоропласта. Местом сочленения можно считать вздутия в области амилогенной оболочки на границе с основным веществом пиреноида. В пиреноиде *Olisthodiscus* sp. и *Porphyra tenera* ламеллы очень сходны по строению и виду с ламеллами хлоропласта. При переходе пучков из хлоропласта в пиреноид часто происходит редукция числа дисков в пучке, одновременно диски становятся значительно толще, более четкими и теряют параллельное расположение (некоторые сравнительные данные приведены в таблице).

Сравнительные данные о толщине и числе дисков в пучке у некоторых водорослей

Вид	Число дисков в пучке		Толщина дисков (в Å)	
	хлоропласта	пиреноида	хлоропласта	пиреноида
Pyramimonas sp.	2—3	1	150—170	170—480
Spirogyra sp.	Много	1	130—150	160—350
Chlamydomonas moewusii	2—6	2	150—180	170—450
Nemalion multifidum	—	—	160—250	300—1000
Euglena gracilis	3—4	2	130—150	170—240
Amphydinium carteri	3	3	120—170	150—250

У некоторых водорослей ламеллярная система проходит лишь по периферии пиреноида. Пиреноид *Platymonas subcordiformis* является пока единственным среди всех изученных водорослей, который пронизан выростами цитоплазмы. Еще более интересный случай представляет *Prasinocladus marinus*, где выросты ядра проникают в систему канальцев пиреноида (Parke a. Manton, 1965). Канальцы или трабекулы некоторыми исследователями рассматриваются как сильно редуцированные диски. Они обнаружены у *Chlamydomonas reinhardii* (Sager a. Palade, 1954), *Trachelomonas* sp. (Ueda, 1960), *Chrysochromulina strobulis* (Parke и др., 1959), *Rhapalocystis* sp. (Schussnig, 1960), *Chromulina chiton* (Gibbs, 1962a). Наряду с этим обнаружен целый ряд форм, в пиреноидах которых не найдено ни дисков, ни канальцев. Сюда относятся *Scenedesmus quadricauda*, *Pediastrum elongatum* (Gibbs, 1962б), голые пиреноиды *Cryptomonas* sp., *Rhodomonas lenes*, *Pylaiella litoralis* (Manton, 1959).

На основании вышеизложенного можно заключить, что основной принцип строения пиреноидов различных водорослей сходен; различия касаются лишь отклонений в ламеллярной системе, которые Шуссниг (1960) использует для классификации основных типов пиреноидов. Он выделил три группы.

I. Пиреноиды пронизаны многочисленными дисками. Сюда были отнесены *Spirogyra* sp., *Mougeotia* sp., *Closterium acerosum*, *C. lunula* (Leyon, 1954); *Pyramimonas* sp., *Platymonas subcordiformis*, *Nemalion multifidum*, *Kylinia* sp., *Euglena gracilis* (Gibbs, 1962a); *Spirogyra majuscula*, *S. glabra* (Betterfass, 1957); *Micrasterias papillifera*, *Cosmarium lundellii* (Chardard a. Rouiller, 1957). Как было установлено (Leyon, 1956; Kaja, 1957; Chardard a. Rouiller, 1957; Menke, 1961), пиреноид *Anthoceros* занимает промежуточное положение между первой и второй группой.

II. Пиреноиды равномерно глобулярно структурированы, пронизываются чаще одним, иногда несколькими дисками, которые проходят преимущественно по периферии пиреноида. Сюда были отнесены *Enteromorpha intestinalis*, *Cladophora glomerata* (Leyon, 1954); *Porphyra tenera*, *Porphyridium* sp., *Biddulphia pulchella*, *Nitzschia* sp., *Mischococcus spaerocephalus*, *Vaucheria* sp. (Ueda, 1961); *Chlamydomonas moewusii*, *Chaetomorpha linum*, *Rhizoclonium tortuosum*, *Cladophora fracta*, *Chlorella pyrenoidosa*, *Amphydinium carteri*, *Chromulina kappa*, *Ch. psammolia*, *Ch. minor* (Gibbs, 1962a); *Rhopalocystis oliefera* (Schussnig, 1958) можно считать переходным к следующей группе.

III. Пиреноид может иметь глобулярную, либо фибриллярную структуру в зависимости от объекта и пронизывается не дисками, а канальцами. Сюда были отнесены *Chlamydomonas reinhardii* (Sager a. Palade, 1954), *Trachelomonas* sp. (Ueda, 1960), *Chrysochromulina strobulis* (Parke и др., 1959).

Уеда (Ueda, 1961) сделал попытку дать классификацию типов пиреноида в зависимости от его ультратонкого строения и места накопления продуктов ассимиляции.

А. Ассимиляция продуктов проходит независимо от пиреноида: 1. пиреноид пересекает один или чаще два диска (*Biddulphia*, *Nitzschia*), 2. пиреноид пересекает более чем три диска (*Porphyra*, *Porphyridium*).

В. Ассимиляция продуктов связана с пиреноидом, но они накапливаются вне хлоропласта (*Euglena*, *Trachelomonas*).

С. Ассимиляция продуктов связана с пиреноидом, а накопление их происходит в хлоропласте: 1. пиреноид пересекает один диск (*Cladophora*, *Rhizoclonium*), 2. пиреноид пересекает более чем один диск (*Chlamydomonas*, *Oedogonium*, *Palmella*, *Chlorococcum*).

Уеда указывает, что число дисков в пиреноиде, их толщина и направление даже в пределах одного и того же вида сильно варьируют в зависимости от физиологического состояния клетки, разнообразных внешних факторов, возраста организма и других причин.

Драверт и Микс (1962) на примере *Micrasterias rotata* показали большую изменчивость ламеллярной структуры пиреноида. Они утверждают, что при большом числе микрофотографий подобный диапазон изменчивости можно найти и в пределах других групп. Эту особенность ламеллярной системы пиреноида надо учитывать при попытках систематизировать многообразие пиреноидов.

Размножение пиреноидов. Уже Шмитц установил, что пиреноид может размножаться путем деления. В. Ф. Хмелевский (1885—1886), изучив пиреноиды *Zygnema*

и *Spirogyra*, заключил, что они являются упорядоченными клеточными структурами, способными к делению на две части. Подобное деление пиреноида было обнаружено у *Spirogyra* (Pringsheim, 1879; Strasburger, 1880; Kolkwitz, 1880; Schmitz, 1882; Хмелевский, 1885—1886; Scherrer, 1914; Geitler, 1926b), *Zygnema* (Klebahn, 1890; Курсанов, 1912; Scherrer, 1914; Bourquin, 1917), *Cosmarium* (Klebahn, 1890; Carter, 1919a, 1920), *Pyramimonas* (Dill, 1895), *Closterium* (Lutman, 1910), *Cylindrocystis* (Kauffmann, 1914), *Volvox* (Hartmann, 1921), у многих бангиевых и конъюгат (Geitler, 1926б), *Hyalotheca* (Potthof, 1927), *Chlorococcum* (Bold, 1930) и т. д.

Не существует единой закономерности во времени деления пиреноида и хроматофора. У многих диатомовых деления пиреноида и хроматофора совпадают по времени; у десмидиевых происходит сначала деление пиреноида и лишь после того, как вновь возникшие пиреноиды отодвинутся друг от друга, начинается деление хроматофора. Хмелевский обнаружил у спирогиры, что деление пиреноида начинается за 6 часов до начала массового деления клеток. Иногда пиреноид распадается независимо от клеточного деления. Такое явление Чурда (1928) склонен рассматривать как патологию.

Обычно пиреноид начинает делиться после того, как он достигнет определенных размеров. Пиреноид вытягивается, перешнуровывается и, наконец, распадается. Если имеется крахмальная оболочка, то она тоже раскалывается и в молодых дочерних пиреноидах достраивается. Болд (1930) часто наблюдал вытянутые или гантелевидные пиреноиды у *Chlorococcum infusionum*, но ему не удалось проследить их судьбу до конца.

Часто пиреноиды делятся на две неравные части и этим в известной мере можно объяснить появление разных по величине пиреноидов. Довольно распространен и другой способ образования новых пиреноидов — путем фрагментации на большое число мелких и часто различных по величине участков, которые способны преобразовываться в самостоятельные пиреноиды. Это явление наблюдал Лютман (1910) у *Closterium*, Шимпер (1885б) у *Bryopsis*, Мак Аллистер (1914) у *Anthoceros*, Картер (Carter, 1926) у *Ulva* и *Monostroma*, Болд (1930) у *Chlorococcum infusionum* и т. д. Иногда в одну клетку может попасть два фрагмента и тогда она будет содержать два пиреноида. Если в одну клетку попадут фрагменты разной величины, то размеры пиреноидов будут разными.

Другой интересной особенностью пиреноида является его способность к новообразованию. Это особенно часто происходит при споро-, зооспоро- и гаметообразовании, что было установлено у *Bryopsis* (Pringsheim, 1871; Schimper, 1885a; Provazek, 1901), *Oedogonim*, *Cladophora* (Strasburger, 1880), *Volvox* (Overton, 1889; Zimmermann, 1921), *Chlamydomonas* sp. (Горожанкин, 1890; Klebs, 1891; Geitler, 1926б; McKater, 1929; Smith, 1946), *Sphaeroplea* (Голенкин, 1899), *Hydrodictyon* (Klebs, 1891; Timberlake, 1901, 1902б), *Halicystis*, *Valonia* (Kuckuck, 1907), *Ulothrix* (Haase, 1910), *Tetraspora* (McAllister, 1913), *Tetradesmus*, *Scenedesmus*, *Characium*, *Pediastrum*, *Tetraëdron* (Smith, 1913, 1914, 1916a, 1916b, 1918), *Pleodorina* (Grove, 1915), *Chlorogonium* (Hartmann, 1919), *Sorastrum*, *Acantosphaera* (Geitler, 1924a, 1924б), *Stylosphaeridium* (Geitler, 1925), *Monostroma*, *Ulva* (Carter, 1926), *Chlorella*, *Enteromorpha* (Geitler, 1926б), *Chlorococcum* (Bold, 1930; Starr, 1955).

Этот процесс сопровождается существенными изменениями в пиреноиде материнской клетки, который постепенно теряет способность окрашиваться и, наконец, совсем исчезает. В гаметах вновь образовавшиеся пиреноиды сначала окрашиваются слабо, а затем интенсивность окраски увеличивается. Согласно наблюдениям Пашера (1927), пиреноид может появляться довольно поздно, поэтому клетки длительное время остаются без него. Иногда пиреноиды появляются только во взрослой клетке, и тогда на протяжении почти всего жизненного цикла клетка является беспиреноидной.

Драверт и Микс (1962) на основании электронномикроскопических фотографий *Micrasterias rotata* обнаружили структуры, по которым можно заключить о возможности новообразования значительной части основного вещества пиреноида. Бисальпутра и Вайер (Bisalputra a Weier, 1964) с помощью электронного микроскопа проследили новообразование пиреноида у *Scenedesmus quadricauda*. Его формирование начинается в дочерней клетке с появления между двумя дисками хроматофора более плотного вещества, которое представляет матрикс вновь образованного пиреноида. По обеим сторонам матрикса друг против друга располагается по два маленьких округлых крахмальных зерна. Появление нового пиреноида становится отчетливым благодаря развитию вокруг него крахмальных зерен (двух или больше) и окружению пиреноида и крахмального слоя дисками. Этот процесс начинается на довольно ранней стадии развития пиреноида и завершается на очень поздних стадиях образованием вокруг пиреноида пучка из нескольких дисков. Рост крахмального кольца и ламеллярного пучка сопровождается увеличением пиреноида.

Иногда процесс новообразования пиреноидов в период эндогенного формирования зародышевых клеток может внезапно сменяться их делением на две части. Впервые Гейтлер (1925) обнаружил это явление у *Sorastrum* и *Chlorella*, а Чурда (1928) описал подобную же картину для *Chlorogonium euchlorum* и *Calytrobactron indutum*. Предполагают, что такое разнообразие в поведении пиреноида обусловлено особым физиологическим состоянием хроматофора на начальных этапах образования эндогенных зародышевых клеток. Чурда считает, что исчезновение пиреноида с его последующим новообразованием является первичным у всех водорослей с эндогенным способом образования зародышевых клеток.

Таким образом, пиреноиду как клеточной органелле присущи экви- или гетерополярное деление, фрагментация и новообразование.

Уже Шмитц предвидел трудности в толковании способа образования пиреноидов, так как встречаются стадии развития клеток, на которых нелегко определить, имеет ли место тот или иной способ образования. Очень часто наблюдалось, что в пределах одной клетки пиреноиды могут возникать и путем деления, и путем новообразования, как например у *Spirogyra*, *Ulva*, *Monostroma* и десмидиевых (Carter, 1919a, 1919б, 1920, 1926; Czurda, 1928; Iyengar, 1951). Точных данных о распространении того или иного способа возникновения пиреноидов нет. Чурда (1928) считал, что необходимы специальные исследования для решения следующих вопросов: 1) связан ли тот или иной способ образования пиреноидов с определенной группой водорослей, 2) присущи ли пиреноиду все три формы образования, 3) зависит ли способ образования пиреноидов от состояния хроматофора. Трудно сказать, какой из способов образования пиреноидов встречается чаще, но очевидно, что количество пиреноидов, возникающих путем новообразования, преобладает. Шадефо (1941) предполагал, что в хлоропласте имеются многочисленные центры, способствующие образованию либо крахмальных зерен (центры амилогенеза), либо пиреноидов (центры пироногенеза).

Возникновение пиреноидов путем новообразования, как и в результате фрагментации, происходит преимущественно в период интенсивного деления клеток или перед формированием эндогенных зародышевых клеток (автоспор, зооспор, гамет). Эти процессы не являются строго упорядоченными, поэтому при возникновении пиреноидов путем новообразования и фрагментации они формируются в большом количестве, разной величины и число их в клетке не является строго постоянным. У водорослей с небольшим числом пиреноидов при каждом клеточном делении происходит деление их на две части, чем и поддерживается постоянство числа пиреноидов в клетке.

Функции пиреноида. Поскольку в настоящее время пиреноид рассматривают как клеточную органеллу, которой присущи определенная форма и структура и которая определенным образом ведет себя в клетке, естественно встает вопрос о возможных функциях этой органеллы. Прежние представления о пиреноиде как вместилище резервных веществ, резервуаре для накопления протеина и ферментов в настоящее время отвергнуты полностью.

Вероятно, наиболее близким к истине является представление, что основная функция пиреноида, во всяком случае у *Chlorophyta* связана с образованием крахмала. У *Rhodophyta* (*Bangiales* и *Nemalionales*) Шмитц не смог установить прямую связь между крахмалом и пиреноидом.

Несколько обособленно стоят образования, которым у хризомонад и бурых водорослей приписывают свойства пиреноидов. Гистохимические исследования Симон (Simon, 1954) подтвердили биохимическое сходство этих образований и пиреноидов зеленых водорослей. Вполне вероятно, что между ними существует и функциональное сходство. Разница состоит лишь в том, что у бурых водорослей накапливается не крахмал, а водорастворимый полисахарид ламинарин.

Крахмал располагается в виде мелких зернышек различной формы непосредственно на поверхности пиреноида; затем эти зернышки увеличиваются в размере, сливаются друг с другом, образуя крахмальные пластинки вокруг пиреноида. Естественно встает вопрос об участии пиреноида в образовании крахмала. Шмитц (1882), Буркэн (Bourquin, 1917), Чурда (1928) и Шусснигь (1960) придерживаются мнения, что крахмальные зерна образуются из вещества хроматофора около пиреноида, при его участии и откладываются на его поверхности. Этого же мнения придерживается Бубье (Boubier, 1899a), но он считает, что вокруг пиреноида имеется особый слой, в котором образуются крахмальные зерна, окруженный снаружи довольно плотной оболочкой и пронизанный протоплазматическими лучами, связывающими крахмальный слой с пиреноидом.

Тимберлейк (1901, 1902a, 1902б, 1903), Хмелевский (1902), Лютман (1910), Мак Аллистер (McAllister, 1914), Смит (1914), Картер (Carter, 1926), Мак Катер (1929), Болд (1930), Драверт и Микс (1962) и другие высказали мнение, что периферические участки пиреноида могут трансформироваться в крахмальные зерна, а основная часть пиреноида сохраняет свою протеиновую природу. Трансформированные участки пиреноида дают все более отчетливую реакцию на крахмал, постепенно отделяются от пиреноида и, наконец, образуют около пиреноида амилогенные зерна. Мак Катер (1929), изучив пиреноиды *Chlamydomonas nasuta*, указал на наличие особой гиалиновой оболочки, которая принимает участие в образовании крахмала. Болду (1930) не удалось проследить превращение сегментов пиреноида непосредственно в крахмальные зерна, но он сделал попытку представить возможный путь превращения протеинового тела пиреноида в крахмальные зерна. Он предполагает, что между центральной частью пиреноида и крахмальным кольцом лежит особая гиалиновая зона, не имеющая сродства с красителями. В этой зоне проходят конечные этапы гидролиза протеиновых фрагментов пиреноидного тела и образуются более или менее растворимые углеводы, которые немедленно откладываются в окружающей цитоплазме в форме крахмала. Реальность такого превращения протеина в крахмал вызывает сомнение (Howitt, 1930).

Таким образом, относительно путей образования пиреноидного крахмала, его генетической природы существует две точки зрения. Одна группа исследователей считает, что крахмальные зерна имеют пиреноидную природу, а другие полагают, что они образуются из вещества хроматофора лишь при участии пиреноида.

Наличие крахмала обычно не ограничивается областью пиреноида. Обилие крахмальных зерен можно обнаружить в период интенсивного фотосинтеза в обычной строме хлоропласта часто в значительном удалении от пиреноида (*Spirogyra*, *Cladophora*, *Hydrodictyon*, *Oedogonium*, *Protosiphon*, *Pyramimonas*, *Zygnema*). Это позволило Шмитцу (1882), Шимперу (1885a), Клебсу (1886), Диллу (Dill, 1895), Чурде (1928) и другим высказать предположение, что хотя масса крахмала выделяется из пиреноида, но он не является единственным источником крахмала клеток. Бисальпутра и Вайер (1964) сделали первую попытку проследить у *Scenedesmus quadricauda* формирование крахмала пиреноидом на серийных срезах с помощью электронного микроскопа. Удалось установить, что на периферии пиреноида, между его матриксом и стромой хроматофора, возникают маленькие, округлые, вогнуто-выпуклые зерна, которые растут, сливаются и образуют крахмальные пластинки, связанные между собой перемычками. По мере появления новых крахмальных зерен старые отодвигаются все дальше на периферию пиреноида, располагаясь в виде концентрических кругов, и, наконец, могут отделяться посредством ламеллярных пучков, которые проникают в крахмальное кольцо и заходят иногда даже на периферию пиреноида. Эти крахмальные зерна постепенно удаляются от пиреноида и принимают линзообразную форму, характерную для крахмальных зерен хроматофора. Строматический крахмал *Scenedesmus quadricauda* может быть частично пиреноидным по происхождению, но какое количество крахмала стромы имеет такое происхождение, определить нельзя.

Было давно замечено различие между крахмалом пиреноида и хроматофора (строматическим); это различие не только генетическое, но и физиологическое. Лучше всего это показал Клебс (1886) на *Hydrodictyon*. Строматический крахмал соответствует по существу крахмалу высших растений; его образование, использование и растворение в большой степени зависит от внешних условий. Он первым расходуется при голодании. Наоборот, крахмал пиреноида более стабилен, он раньше появляется, количество его уменьшается лишь при длительном выращивании водорослей в темноте и он исчезает обычно только при размножении клеток. В виде исключения Шмитц приводит *Protococcales*, у которых сначала образуется крахмал стромы.

Несмотря на различия в поведении крахмала пиреноида и стромы, они, вероятно, химически идентичны. Сходные выводы сделали Дилл для *Chlamydomonas* и Чурда для *Zygnemales*. Известны формы, у которых пиреноид отсутствует (*Microspora*, *Vaucheria*, *Chara*), однако в их клетках содержится большое количество крахмальных зерен, которые, вероятно, соответствуют строматическому крахмалу других форм. Поэтому не следует думать, что пиреноид всегда необходим для образования крахмала. Крахмальные зерна могут образовываться в хроматофоре самостоятельно. Как выяснилось, у некоторых *Siphonales* (*Caulerpa prolifera*, *Dichotomosiphon*, *Derbesia neglecta*, *Udotea desgonainii*, *Halimeda* sp., *Penicillus*, *Pseudochlorodesmus*), кроме хроматофоров, имеются особые лейкопласты, в которых образуется крахмал, а хроматофоры свободны от крахмала (Ernst, 1902, 1904a, 1904б; Czurda, 1928; Chadefaud, 1941; Feldmann, 1946); у некоторых бесцветных *Volvocales* (*Polytoma*) крахмальные зерна образуются в цитоплазме (Pringsheim u. Mainx, 1926; Pringsheim, 1927); подобное явление обнаружено у некоторых гетеротрофных протофитов, лишенных пиреноида и пигментных пластид (*Polytomella*, *Hyalogonium*, *Tetrablepharis*). Эрнст (1902) считал возможным, что у *Dichotomosiphon* при интенсивном процессе крахмалообразования происходит превращение маленьких беспиреноидных хроматофоров в крахмал. По всей вероятности, в данном случае образуются очень крупные крахмальные зерна, растягивающие хроматофор в тонкий слой, который становится просто невидимым.

Рассмотрев основные особенности строения и поведения пиреноида, мы убеждаемся что, как и любой клеточной органелле, ему присущи: а) большая степень устойчивости, даже в условиях голодания; б) постоянство (в определенных границах) формы, числа и положения; в) упорядоченность структуры; г) способность к самовоспроизведению путем экви- и гетерополярного деления.

С другой стороны, эта органелла не приобрела полной автономности. Об этом, в частности, свидетельствуют факты зависимости процессов накопления крахмала пиреноида от функционального состояния хроматофора; непосредственный переход ламеллярной системы хроматофора в пиреноид; возможность образования крахмала в клетке, помимо пиреноида, — в хроматофоре и даже в цитоплазме; наконец, пиреноид и хроматофор имеют очень много общего в поведении, строении и составе. Это дает право предположить, что в ходе эволюции хроматофора происходила локализация некоторых процессов, в частности крахмалообразования, в определенных центрах (активных центрах хроматофора), которые постепенно обосабливались морфологически и функционально, в результате чего и возникло новое образование — пиреноид. С этой точки зрения несомненно заслуживает внимания представление, что активные центры хроматофора либо непосредственно вырабатывают крахмал, либо образуют специализированный орган образования крахмала, который более экономично выполняет данную функцию.

В настоящее время большинство исследователей придерживается мнения, что пиреноид непосредственно крахмала не образует, а является физиологическим центром пластиды, в строматической части которого сосредоточены системы энзимов, принимающих участие в образовании и накоплении углеводов (Schussnig, 1960). Пиреноид отличается от хроматофора более высокой плотностью стромы, редукцией и утолщением ламеллярной системы, вплоть до образования канальцев или трубочек (Sager a. Palade, 1954; Gibbs, 1962a, 1962б; Giraud, 1963; Bisalputra a. Weier, 1964).

Этими своеобразными особенностями строения, вероятно, в какой-то мере можно объяснить, что крахмал пиреноида появляется раньше крахмала стромы.

Интересную закономерность обнаружил Лейон (Leyon, 1954): пиреноиды образуются только в растениях, хлоропласты которых не содержат гран. На этом основании было выдвинуто предположение, что может существовать зависимость в отношении функции и филогенеза между гранами высших растений и пиреноидами. Серьезным препятствием для такой трактовки являются фукусовые и некоторые другие водоросли, которые лишены и пиреноидов, и гран, а их ламеллярная система представлена четырехдисковыми пучками.

Очень заманчива идея связать морфологию и структуру пиреноида с систематическим положением организма, но пока все такие попытки оказались безуспешными. Очевидно, основным препятствием на этом пути является почти полное отсутствие знаний о возникновении и изменении структуры пиреноида в онтогенезе и под влиянием различных внешних условий.

Все ныне существующие классификации типов пиреноида грешат одним крупным недостатком: пиреноид рассматривается не во всем многообразии его признаков и свойств, а принимаются во внимание лишь один, иногда два признака, интересующие данного исследователя. Естественно, такой подход не может дать правильного представления о действительном пути эволюции этого образования.

Литература

(Голенкин М. И.) Golenkin M. I. (1899). Über die Befruchtung bei *Sphaeroplea annulina* und über die Structur der Zellkerne bei einigen grünen Algen. Bull. Soc. Imper. Nat. Mosc., 13.— (Горожанкин И. Н.) Goroschankin I. N. (1890). Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Systematik der *Chlamydomonaden*. I. *Chlamydomonas Braunii*. Bull. Soc. Imper. Nat. Mosc., 3. — Коршиков А. А. (1924). Протистологические заметки. Русск. архив иротистол., 3. — (Коршиков А. А.) Korshikov A. A. (1930). On the occurrence of pyrenoids in *Heterocontae*. Beih. Bot. Centralbl., 46, 1. — (Курсанов Л.) Kursanoff L. (1912). Über die Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema*. Flora, 104. — (Мережковский К. С.) Mereschkowsky C. S. (1903). Über farblose Pyrenoide und gefärbte Elacoplasten der Diatomeen. Flora, 92. — Сербинов И. Л. (1902). О новой расе водоросли *Chlamydomonas stellata* Dill. Изв. импер. СПб. Бот. Сада, 2. — Хмелевский В. Ф. (1885—1886). О строении и размножении пиреноидов у некоторых водорослей. Тр. Варшавск. общ. естествоисп., 7, протоколы отд. биолог. — Хмелевский В. Ф. (1901). О строении и размножении пиреноидов. Протоколы и Тр. Общ. естествоисп. при Варшавск. унив., 11.— Хмелевский В. Ф. (1902). К морфологии и физиологии пиреноидов. Протоколы и Тр. Общ. естествоисп. при Варшавск. унив., 12. — Akins V. (1941). A cytologycal study of *Carteria crucifera*. Bull. Torrey Bot. Club, 68, 7. — Albertsson P. A. a. H. Leyon. (1954). The structure of chloroplasts. V. *Chlorella pyrenoidosa* Pringsh. studied by means of electron microscopy. Exp. Cell Res., 7, 1. — Barker S. A. a. E. Bourne. (1955). Composition and synthesis of the starch of *Polytomella coeca*. Protozoa, 2. — Bisalputra T. a. T. Weier. (1964). The pyrenoid of *Scenedesmus quadricauda*. Amer. Journ. Bot., 51, 8. — Bold H. C. (1930). Life, history and cell structure of *Chlorococcum infusionum*. Bull. Torrey Bot. Club, 57, 9. — Bold H. C. (1933). Life-history and cytology of *Protosiphon botryoides*. Bull. Torrey Bot. Club, 60, 4. — Bold H. C. (1951). Cytology of algae. In: Manual of Phycology, 27, II. — Boubier A. M. (1899a). Recherches sur les pyrénoides. Arch. Sci. physiol. et nat. de Genève, 4, 8. — Boubier A. M. (1899б). Contribution à l'étude du pyrénoide. Bull. Herb. Boissier, 7, 1. — Bourquin H. (1917). Starch fomation in *Zygnema*. Bot. Gaz., 64, 5. — Bourrelly P. et F. Magne. (1952). Deux nouvelles especes de Chrysophycées marinen. Rev. Gen. Bot., 60, 716. — Braun A. (1850). Betrachtungen über die Erscheinungen der Verjüngung in der Natur.— Butterfass T. (1957). Über Grana, Karyoide und Pyrenoide von *Spirogyra*. Protoplasma, 48, 3—4. — Carter N. (1919a). Studies on the chloroplasts of Desmids. Ann. Bot., 33, 131—132. — Carter N. (1919б). The cytology of *Cladophoraceae*. Ann. Bot., 33, 133. — Carter N. (1920). Studies on the chloroplasts of Desmids. Ann. Bot., 34, 135. — Carter N. (1926). An investigation into the cytology and biology of the *Ulvaceae*. Ann. Bot., 40, 159. — Chadefaud M. (1937). Recherches sur l'anatomie comparée des Eugléniens. Le Botaniste, 28, 1—2. — Chadefaud M. (1941). Les pyrénoides des algues et l'existence chez ces végétaux d'un appareil cinétique intraplastidial. Ann. Sci. Nat. Bot., 2, 11. — Chardard R. a. C. Rouiller. (1957). Ultrastructure de trois algues desmidiées étude au microscope électronique. Rev. Cyt. Biol. Vég., 18, 11.— Chodat R. (1913). Monographies d'algues en culture pure. — Czurda V. (1928). Morphologie und Physiologie des Algenstärkekornes. Beih. Bot. Centralbl., 45, 1. — Czurda V. (1929). Über Pyrenoidenveränderungen bei der Stärkebildung in Spirogyrazellen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 47. — Dangeard P. A. (1911). Le pyrénoide chez les Cryptomonadinées. Bull. Soc. Bot. France, 58, 29. — Dangeard P. A. (1921). Observations sur une algue cultivée à l'obscurité depuis huit aus. C. R. Acad. Sci. Paris, 172, 9. — Dangeard P. A. (1937). Sur la présence de pyrénoides chez quelques Vauchéries. C. R. Acad. Sci. Paris, 205, 26. — Dill E. O. (1895). Die Gattung *Chlamydomonas*. Jahrb. Wiss. Bot., 27.— Drawert H. u. M. Mix. (1961). Licht- und Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Desmidiaceen. VI. Der Einfluss von Antibiotica auf die Chloroplastenstruktur bei *Micrasterias rotata*. Planta, 57, 1.— Drawert H. u. M. Mix. (1962). Licht- und Electronenmikroskopische Untersuchungen an Desmidiaceen. IX. Die Structur der Pyrenoide von *Micrasterias rotata*. Planta, 58, 1. — Ducellier F. (1917). Notes sur le pyrénoide dans le genre *Cosmarium Corda*. Bull. Soc. Bot. Genève, 2, 9. — Ernst A. (1902). *Dichotomosiphon tuberosus* (A. Br.) Ernst, eine neue oogame Süsswasser Siphonee. Beih. Bot. Centralbl., 13. — Ernst A. (1904a). Zur Kenntnis des Zellinhaltes von *Derbesia*. Flora, 93. — Ernst A. (1904б). Die Assimilations- und Stoffwechselprodukte bei Derbesiaarten. Verhandl. Schweizer Naturf. Ges. (Vers.), 87. — Ettl H. (1960). Über flache Pyrenoide bei Chlamydomonaden. Bot. Not., 113, 4. — Feldmann J. (1946). Sur l'héteroplastie de certaines Siphonales et leur classification. C. R. Acad. Sci. Paris, 222, 10. — Fritsch F. E. (1956). The structure and reproduction of the algae, 1. — Geitler L. (1923). Der Zellbau von *Glaucocystis nostochinearum* und *Gleochaete Wittrockiana*. Arch. Protkd., 47. — Geitler L. (1924a). Über *Acanthosphaera Zachariasii* und *Calyptrobactron indutum* nov. gen. et n. sp., zwei planktonische Protococcaceen. Österr. Bot. Zeitschr., 73, 2—3. — Geitler L. (1924б). Die Entwicklungsgeschichte von *Sorastrum spinulosum* und die Phylogenie der Protococcalen. Arch. Protkd., 50. — Geitler L. (1925). Beiträge zur Kenntnis der Flora Ostholsteinischer Seen. Arch. Protkd., 52. — Geitler L. (1926a). Über Chromatophoren und Pyrenoide bei den Peridineen. Arch. Protkd., 53. — Geitler L. (1926б). Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pyrenoide. Arch. Protkd., 56, 1. — Gibbs S. P. (1962a). The ultrastructure of pyrenoids of algae, exclusive of the green algae. Journ. Ultrast. Res., 7, 3—4. — Gibbs S. P. (1962б). The ultrastructure of the pyrenoids of green algae. Journ. Ultrastr. Res., 7, 3—4. — Giraud G. (1963). Le structure, les pigments et les caractéristiques functionnelles de l'appareil photosynthétique de diverses algues. Physiologie Vég., 1, 3. — Gross I. (1931). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. VII. Entwicklungsgeschichte Phasenwechsel und Sexualität bei der Gattung *Ulothrix*. Arch. Protkd., 73, 2. — Grove W. B. (1915). *Pleudorina illinoisensis* Kofoid in Britain. New Phytolog., 14, 6—7. — Grüvtgesco J. (1949). Contribution à l'étude du pyrénoide des algues vertes. Le Botaniste, 34, 2. — Haase G. (1910). Zur Kern- und Fadenteilung von *Ulothrix subtilis*. Arch. Hydrobiol. u. Planktonkd., 5. — Hartmann M. (1919). Über die Kern- und Zellteilung von *Chlorogonium elongatum* Arch. Protkd., 39. — Hartmann M. (1921). Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonadinen (*Volvocales*). III. Die dauernd agame Zucht von *Eudorina elegans*. Arch. Protkd., 43. — Hieronymus G. (1892). Über *Dicranochaete reniformis* Hieron. eine neue *Protococcacee* des Süsswassers. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 5, 2. — Howitt F. O. (1930). Starch envelopes of pyrenoids. Nature, 125, 3150. — Iyengar M. O. P. (1951). *Chlorophyta*. In: Manual of Phycology, 27, 3. — Jónsson S. (1962). Recherches sur des cladophoracées marines. Structure, reproduction, cycles comparés consequences systematiques. Bot. et. Biol. Veg. Ann. Sci., Nat., 3, 12, 1—2. — Kaja H. (1954). Untersuchungen über die Chromatophoren und Pyrenoide der *Anthocerotales*. Protoplasma, 44, 3—4.— Kaja H. (1957). Electronenmikroskopische Untersuchungen an den Chromatophoren von *Anthoceros loevis* L. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 70, 8. — Kauffmann H. (1914). Über den Entwicklungsgang der *Cylindrocystis* Zeitschr. Bot., 6. — Klebahn H. (1890). Studien über Zygoten. I. Die Keimung von *Closterium* und *Cosmarium*. Jahrb. Wiss. Bot., 22. — Klebahn H. (1892). Studien über Zygoten. II. Die Befruchtung von *Oedogonium* Boscii. Jahrb. Wiss. Bot., 24. — Klebs G. (1886). Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. Bot. Inst. Fübingen, 2. — Klebs G. (1891). Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei *Hydrodictyon urticulatum*. Bot. Ztg., 49. — Knight M. (1929). Studies on the *Ectocarpaceae*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 56, 2. — Kolkwitz R. (1880). Wachstumsgeschichte der Chlorophyllbänder von *Spirogyra*. Festschr. Schwendener. — Kopetzky-Rechtperg O. (1954). Beobachtungen an Protoplasma und Chloroplasten der Algen *Netrium digitus* Ehr. bei Kultur unter Lichtabschluss. Protoplasma, 44, 3—4. — Kuckuck P. (1907). Über den Bau und der Fortpflanzung von *Halicystis* Areschoung und *Valonia* Ginnani. Bot. Ztg., 65, 1. — Leyon H. (1954). The structure of chloroplasts. III. A study of pyrenoids. Exp. Cell Res., 6, 2. — Leyon H. (1956). The structure of chloroplasts. Svenst. Kem. Tidskr., 68, 1. — Lund I. W. G. (1953). New or rare Brithish *Chrysophyceae*. II. *Hyalobryon polymorphum* n. sp. and *Chrysonebula holmessii* n. gen., n. sp. New Phytol., 32, 2. — Lutman B. F. (1910). The cell structure of *Closterium Ehrenbergii* and *Closterium moniliferum*. Bot. Gaz., 49, 3. — Maekawa F. (1960). Elektronomicroscope figure of pyrenoid in *Closterium*. Journ. Jap. Bot., 35, 32.— Magne-Simon M. F. (1960). Morphologie du pyrénoide chez quelques diatomées marines. Soc. Phyc. France Bull., 5. — Manton I. (1959). Electron microscopical observations on a very small flagellate: the problem of *Chromulina pusilla* Batcher. Journ. Marine Biol. Ass. (И. К.), 38. — McAllister F. (1913). Nuclear division in *Tetraspora lubrica*. Ann. Bot., 27, 109.— McAllister F. (1914). The pyrenoid of *Anthoceros*. Amer. Journ. Bot., 1, 1. — McKater J. M. (1929). Morphology and division of *Chlamydomonas* with reference to the phylogeny of the flagellate neuromotor system. Univ. California Publ. Zool., 33. — Menke W. (1961). Über die Chloroplasten von *Anthoceros punctatus*. Zeitschr. Naturforsch., 16b, 5. — Meyer A. (1883). Über die Kristalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Bot. Ztg., 41. — Oltmanns F. (1923). Morphologie und Biologie der Algen, 3. — Overton E. (1889). Beträge zur Kenn-

tnis der Gattung *Volvox*. Bot. Ztg., 39. — P a l l a E. (1894). Über eine neue pyrenoidlose Art und Gattung der Conjugaten. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 12. — P a r k e M. a. I. M a n t o n. (1965). Preliminary observations on the fine structure of *Prasinocladus marinus*. Journ. Marine Biol. Ass. (U. K.), 45. — P a r k e M., I. M a n t o n a. B. C l a r k e. (1959). Studies on marine Flagellates. V. Morphology and microanatomy of *Chrysochromulina strobilus* sp. n. Journ. Marine Biol. Ass. (U. K.), 38. — P a s c h e r A. (1927). *Volvocales*. In: Pascher's Süsswass.-Flora Deutschl., Österr. u. Schweiz., 4. — P e t e r s c h i l k a F. (1922). Kernteilung und Pyrenoidvermehrung bei *Mougeotia*. Arch. Protkd., 45. — P o t t h o f f H. (1927). Beiträge zur Kenntnis der Conjugaten. I. Untersuchungen über die *Desmidiaceae* (*Hyalotheca dissiliens*). Planta, 4, 3.— P r i n g s h e i m N. (1871). Über die männlichen Pflanzen und die Schwärmsporen der Gattung *Bryopsis*. Monatsberichte Acad. Wiss. Berlin. — P r i n g s h e i m N. (1879). Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in den Pflanzen. Jahrb. Wiss. Bot., 12. — P r i n g s h e i m E. G. (1927). Enthält *Polytoma* Stärke? Arch. Protkd., 58, 1. — P r i n g s h e i m E. G. (1955). Über *Ochromonas danica* n. sp. und andere Arten der Gattung. Arch. Mikrobiol., 23, 2. — P r i n g s h e i m E. G. a. B. H o v a s s e. (1948). The loss of chromatophores in *Euglena gracilis*. New Phytol., 47, 5. — P r i n g s h e i m E. G. u. F. M a i n x. (1926). Untersuchungen an *Polytoma uvella* Ehr., insbesondere über Beziechungen zwischen chemotactischer Reizwirkung und chemischer Konstitution. Planta, 1, 5. — P r o w a z e k S. (1901). Transplantations- und Protoplasmastudien an *Bryopsis plumosa*. Biol. Centralbl., 21, 12. — S a g e r R. a. G. E. P a l a d e. (1954). Chloroplast structure in green and yellow strains of *Chlamydomonas*. Exp. Cell Res., 7, 2. — S c h e r r e r A. (1914). Untersuchung über den Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei *Anthoceros*. Flora, 107. — S c h i m p e r A. F. W. (1880). Untersuchungen über die Entshehung der Stärkekörner. Bot. Ztg., 38. — S c h i m p e r A. F. W. (1883). Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörner. Bot. Ztg., 41. — S c h i m p e r A. F. W. (1885a). Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. Wiss. Bot., 16. — S c h i m p e r A. F. W. (1885б). Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Ztg., 43. — S c h m i t z F. (1882). Die Chromatophoren der Algen. — S c h u s s n i g B. (1958). Der Feinbau der Plastiden von *Rhopalocystis oleifera*. Arch. Mikrobiol., 31, 2. — S c h u s s n i g B. (1960). Handbuch der Protophytenkunde, 2. — S i m o n M. F. (1954). Recherches sur les pyrénoides des Phéophycées. Rev. Cyt. et Biol. Vég., 15, 2. — S m i t h G. M. (1913). *Tetradesmus*, a new four celled coenobic algae. Bull. Torrey Bot. Club, 40, 1. — S m i t h G. M. (1914). The cell structure and colony formation in *Scenedesmus*. Arch. Protkd., 32. — S m i t h G. M. (1916a). The cell structure and zoosporen formation in *Pediastrum boryanum* (Turp.) Meneg. Ann. Bot., 30, 119. — S m i t h G. M. (1916б). Zoospore formation *Charatium sieboldti* A. Br. Ann. Bot., 30, 119. — S m i t h G. M. (1918). The cell structure and autospore formation in *Tetraëdron minimum* (A. Br.) Hansg. Ann. Bot., 32, 125. — S m i t h G. M. (1946). The nature of sexuality in *Chlamydomonas*. Amer. Journ. Bot., 33, 8. — S t a r r R. C. (1955). A comparative study of *Chlorococcum meneghini* and other spherical zoospore-producing genera of the *Chlorococcales*. Indiana Univ. Publ. Sci., 20. — S t e i n e c k e F. u. H. Z i e g e n s p e c k. (1928). Veränderungen im Pyrenoid während der Stärkeproduktion. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 46.— S t r a s b u r g e r E. (1880). Zellbildung und Zellteilung, 2. — S z e j n m a n A. (1933). Observation vitales sur la formation des pyrénoides chez *Spirogyra*. Acta Soc. Bot. Pol., 10, 3. — T i m b e r l a k e H. G. (1901). Starch formation in *Hydrodictyon untriculatum*. Ann. Bot., 15, 61. — T i m b e r l a k e H. G. (1902a). Starch formation in *Cladophora*. Meet. Bot. Centr. Stat. Sci., N. S., 15. — T i m b e r l a k e H. G. (1902б). Development and structure of swarmspore of *Hydrodictyon*. Trans. Wiss. Acad. Sci. Arts and Letters, 23. — T i m b e r l a k e H. G. (1903). The nature and function of the pyrenoid. Science, N. S., 17. — T s c h e r m a k E. (1941). Über Vierteilung und succedane Autosporenbildung als Gesetzmässigen Vorgang, darstellt an *Oocystis*. Planta, 32, 2—5. — T s c h e r m a k - W o e s s E. (1953). Über auffallende Structuren in den Pyrenoiden einiger Naviculoideen. Österr. Bot. Ztschr., 100, 1—2. — U e d a K. (1960). Structure of plant cells with special reference to lower plants. IV. Structure of *Trachelomonas* sp. Cytologia (Tokyo), 25, 1. — U e d a K. (1961). Structure of plant cells with special reference to lower plants. VI. Structure of chloroplasts in algae. Cytologia (Tokyo), 26, 3—4. — V a u c h e r. (1803). Histoire des Conterves. — W o l l e n w e b e r H. W. (1908). Untersuchungen über die Algengattung *Haematococcus*. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 26. — W o l l e n w e b e r H. W. (1926). Viervakuolige Chlamydomonaden. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 44. — Y a m a n o u c h i S. (1913). *Hydrodictyon africanum*, a new species. Bot. Gaz., 55, 1. — Z i m m e r m a n n A. (1896). Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. — Z i m m e r m a n n W. (1921). Zur Entwickelungsgeschichte und Zytologie von *Volvox*. Jahrb. Wiss. Bot., 60. — Z i m m e r m a n n W. (1923). Neue einzellige Helgoländer Meeresalgen. Zugleich ein Beitrag zur Polaritätsfrage der Algen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 41. — Z i m m e r m a n n W. (1925). Helgoländer Meeresalgen. 1—6. Meeresuntersuchungen. N. F. Abt. Helgoländ., 16, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 X 1965).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.2 : 581.5

Adanson. The bicentennial of Michel Adanson's «Familles des plantes». Ed. George H. M. Lawrance. Ps. 1, 2, Pittsburgh, Hunt Botanical Library, 1963—1964. Pt. 1, 1963, XII: 392, pt. 2, 1964, XII : 393—639. $15.00. (**Адансон.** Двухсотлетие «Семейств растений» Мишеля Адансона. **Части 1, 2**).

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW). *ADANSON*. THE BICENTENNIAL OF MICHEL ADANSON'S «FAMILLES DES PLANTES» 1, 2 (1963—1964)

Мишель Адансон (7 IV 1727—3 VIII 1806) занимает особое место среди великих ботаников XVIII в., трудами которых заложены основы систематики растений. Десяти летиями тянулась за ним сомнительная слава чудака, сначала составившего 65 искусственных систем растений и пытавшегося путем наложения их друг на друга создать естественную систему, а затем занявшегося «Универсальной энциклопедией», в которой он намеревался единолично и в единой системе изложить все естественные науки. По существу, только в 1875 г. Анри Бейон сделал первую попытку исторической реабилитации Адансона, но и до сих пор, несмотря на старания таких крупных ботаников и историков науки, как Эдвард Грин и Отто Кунтце, Огюст Шевалье и Эмиль Гиено, имя этого естествоиспытателя не приобрело той известности, которую оно заслужило.

Можно предполагать, что переломным моментом в этом отношении явится выход двух рецензируемых томов. Их основное содержание было изложено на заседаниях симпозиума, проведенного 18—19 августа 1963 г. Хантовской ботанической библиотекой [1] и посвященного 200-летию со дня выхода в свет важнейшего ботанического сочинения М. Адансона. Указанный двухтомник, полученный недавно библиотекой Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, несомненно заслуживает быть отмеченным на страницах «Ботанического журнала».

Первый том открывается обстоятельным биографическим исследованием Жана-Поля Николя (Jean-Paul Nicolas) «Адансон-человек» (стр. 1—121). Оно основано на многолетнем изучении обширных литературных и архивных источников, многие из которых впервые становятся теперь известными. Жизнь Адансона, внешне как будто вполне благополучная (он достиг высших научных почестей во Франции), была, по существу, трагической. Блестящие способности, любовь к знаниям и близкое общение с такими выдающимися натуралистами, как Бернар Жюсье и Рене-Антуан Реомюр, позволили ему уже к 20 годам стать настолько образованным ботаником, чтобы отправиться в самостоятельное ботаническое путешествие в совершенно неисследованную страну — Сенегал. В экспедиции он провел почти 5 лет (1749—1753) и собрал огромные естественнонаучные коллекции. Последующие 10 лет были посвящены обработке собранных материалов и созданию «Семейств растений». Этот труд был резко отрицательно воспринят Линнеем, высказывавшим в своих письмах даже сомнение — вполне ли здоров его автор. Адансон, впрочем, не оставался в долгу и называл Линнея невеждой. Отношение Линнея, обладавшего безраздельным авторитетом в области ботаники, определило общую отрицательную оценку «Семейств растений». В то же время осложнились личные взаимоотношения Адансона с другими французскими ботаниками, в частности с Антуаном-Лораном Жюсье. В 1775 г. М. Адансон излагает в Академии грандиозный план «Универсальной энциклопедии». Этот план, согласно которому он собирался дать описания и изображения всех видов животных и растений, был явно невыполним, тем более силами одного человека. В последние годы жизни Адансона интересы его все больше и больше обращались в сторону философии. Статью Николя завершают: обзор иконографии Адансона; список таксонов животных

[1] Об этой библиотеке вкратце рассказано в нашей рецензии на издаваемый ею библиографический ежегодник «Huntia» (см. Бот. журн., 5, 1966 : 745—746).

и растений, названных в его честь; хронологическая таблица его жизни и деятельности; перечень использованных источников.

Вторая статья (стр. 123—264) посвящена детальному анализу «Семейств растений» Мишеля Адансона. Автор ее — известный голландский ботаник Франс Стафлё (Frans A. Stafleu). Эта работа представляет собой серьезный вклад в историю систематики растений и является отныне совершенно необходимым введением в изучение трудов Адансона (особенно учитывая трудность языка последнего). В статье Стафлё подчеркнуто значение Адансона как первого ботаника, пытавшегося разработать логические основы естественной системы растений и создать эту систему на четком рационалистическом фундаменте. Адансон, как никто из его предшественников, осознал значение для систематики растений тропических флор, решительно отказавшись от европейско- или средиземноморскоцентрической точки зрения. В «Семействах растений» он признавал широкую изменчивость видов и возможность их возникновения путем гибридизации или спонтанных наследственных изменений (мутаций), хотя впоследствии отошел от этих эволюционистских взглядов. Наибольшее значение имел разработанный Адансоном метод описания таксонов (в особенности семейств), основанный на концепции относительности значения отдельных признаков и на необходимости анализа их комбинаций. Стафлё выясняет также причины непопулярности среди современников идей Адансона, видя их в недооценке последним практического значения бинарной номенклатуры, введенной Линнеем, в своеобразии стиля изложения и даже орфографии «Семейств растений», в отсутствии у него учеников и в его тяжелом характере, затруднившем в последние годы контакты Адансона с коллегами. Ботаническая династия Жюсье закономерно затмила своего гениального соперника-одиночку.

Ф. Стафлё рассматривает основной труд Адансона в связи с главными тенденциями культурной жизни Франции XVIII в. и на фоне развития ботаники в этой стране. При таком рассмотрении «Семейства растений» занимают свое законное место в общей картине идейной жизни эпохи просвещения, с ее рационалистической философией. Много внимания в статье уделено анализу «исторического введения», опубликованного в первой книге «Семейств» и дающего право считать Адансона одним из основоположников истории ботаники. В этом «введении» рассматривается развитие классификации растений, в связи с чем Адансон излагает собственные взгляды на теорию и методы систематики и на правила номенклатуры растений. Стафлё в очень ясной форме резюмирует теоретические представления Адансона. В заключение он дает в форме таблицы свод всех его 65 искусственных систем.

Не менее обстоятельно проанализировано содержание второй книги, в которой Адансон описывает 58 семейств в соответствии с принципами, изложенными в первом томе. В качестве примера для более детального разбора Стафлё выбрал сем. *Malvaceae*, причем трактовка семейства Адансоном сопоставляется с трактовками его современников: Линнея, Б. Жюсье и А.-Л. Жюсье. Специально рассмотрен вопрос об истории рода *Adansonia*. Разбираются также вопросы о точной дате публикации «Семейств» и о судьбе их.

Завершает том описание коллекции книг и рукописей Адансона, купленной у наследников великого ботаника Хантовской ботанической библиотекой в 1961—1962 гг. Это описание (стр. 265—368) составлено сотрудником библиотеки Уиллемом Маргадантом (Willem D. Margadant).

Второй том относительно менее интересен для ботаников. В нем помещены следующие статьи: Жан-Поль Николя «Адансон и колониальное движение» (стр. 393—450), Габриель Дюпра (Gabriel le Duprat) «Иллюстраторы естественнонаучных сочинений во Франции в XVIII веке» (451—470), Петер Сниз (Peter H. A. Sneath) «Математика и классификация, от Адансона до современности» (471—498), Теодор Моно (Thèodore Monod) «Зоологические труды Адансона» (499—528), Франс А. Стафлё «Источники, ссылки и сокращения Адансона» (529—618).

Необходимо остановиться вкратце на двух из этих статей. В работе Сниза обосновывается тезис о том, что современная числовая таксономия (numerical taxonomy) представляет собой прямое развитие идей Адансона, относящихся к естественной классификации, и последние анализируются с этой точки зрения. Статья составляет весьма ценное дополнение к исследованию Стафлё, помещенному в первом томе.

Вторая статья Ф. Стафлё представляет собой необходимый справочник для всех ботаников, пользующихся «Семействами растений», подобный справочнику к «Species plantarum» Линнея, который опубликован Джоном Геллером в последнем факсимильном издании этого сочинения (1959 г).

Книги изданы очень изящно. В них впервые использована новая гарнитура («Хантовская романская»), изготовленная специально для публикаций библиотеки. На титульном листе первого тома воспроизведен единственный прижизненный портрет Адансона, во втором томе — лицевая сторона медали, выбитой по случаю 200-летия «Семейств растений». В обоих томах помещено 48 иллюстраций — в основном факсимильных воспроизведений титульных листов и отдельных страниц книг, а также рукописей. Каждый том снабжен детальным алфавитным указателем.

Рецензируемый двухтомник с большим интересом и с большой пользой будут изучать все лица, занимающиеся теорией и историей систематики растений.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 V 1966).

УДК 019.941 (045) : 582.4/.9 : 581.116

В. Е. Рудаков. Про нові підтвердження деяких закономірностей транспірації деревних рослин. Укр. бот. журн., XXII, 5, 1965 : 31—37.

G. B. GORTINSKY. *V. E. RUDAKOV.* ON THE NEW EVIDENCE CORROBORATING SOME PRINCIPLES OF TRANSPIRATION OF ARBOREOUS PLANTS. 1965

Рассматриваемая нами ниже работа В. Е. Рудакова особенно интересна тем, что она содержит попытки теоретического обобщения и поэтому является как бы итогом ряда ранее уже опубликованных исследований автора.

В предисловии автор перечисляет широкоизвестные основные труды Л. А. Иванова и сотрудников (Иванов, 1918; Иванов и др., 1950, 1951, 1952 и др.), теперь уже ставшие классическими. Упоминает он также и о балансовом методе расчета расхода влаги древостоями (Молчанов, 1949, 1952, 1953). При этом сетует на неточность этих методов и на значительные расхождения в результатах, которые, якобы, получаются при их использовании.

Все это пробуждает интерес к работе. Хочется верить, что нам предложат какой-то новый, оригинальный метод. Вызывает только удивление, что при этом не приводится никаких новых опытных данных, и последующий основной вывод строится исключительно на результатах работ вышеуказанных авторов. Трудно, однако, поверить, чтобы эти авторы, представив большой фактический материал, никак его теоретически не обобщили. Очевидно, чувствуя это, Рудаков далее вполне справедливо указывает, что ранее уже были установлены некоторые закономерности транспирации; так, А. А. Молчанов (1952) и Л. А. Иванов и др. (1951) показали, что расход влаги на транспирацию древостоев зависит от их возраста и массы хвои, причем наибольшая масса хвои приходится на период кульминации текущего прироста (Молчанов, 1953).

Отдав достаточную, по мнению автора, долю уважения этим исследователям, он тут же заявляет, что на основании представленных ими цифр можно сразу же вывести новую закономерность. «На этом материале можно вывести еще одну важную закономерность, а именно: для создания 1 кг хвои (листьев) древостоем, который сложен из одной породы деревьев, в любом возрасте транспирируется приблизительно одинаковое количество воды».[1] Посмотрим, однако, на основании чего автор делает этот вывод и насколько он является новым для науки. Обратимся прежде всего к исходным данным Л. А. Иванова и сотрудников (1951).

Как известно, этими авторами н а о с н о в е м а с с о в ы х и з м е р е н и й (разрядка наша, — *Г. Г.*) транспирации различных видов древесных пород были выведены так называемые транспирационные числа, показывающие по сути дела, какое количество влаги расходуется на образование единицы сухого вещества. Для сосны это число равнялось 226 кг воды на 1 кг сырой хвои. Оговоримся сразу, что авторы сознательно не приняли в расчет возможную изменчивость этого показателя с возрастом древостоя и прочими факторами, так как его среднюю величину весьма достоверно обусловливала видовая принадлежность древесной породы. Тансгирационное число, таким образом, для Иванова и сотрудников (1951) явилось исходной величиной для вычисления расхода влаги древостоями. Поэтому они и перемножали этот показатель на запасы хвои в сосняках различных возрастов.

Возвратимся теперь к рецензируемой статье и посмотрим, как же подтверждал свою «закономерность» наш автор. Оказывается, весьма несложно. Он просто снова делил числа-произведения, показывающие расход влаги древостоями (Иванов и др., 1951), на те же самые величины: запасы хвои в сосняках различных возрастов; причем критерием точности «выведенной закономерности» считалась сходимость получаемых чисел. Неудивительно, что сходимость всех чисел оказалась идеальной и равной величине 226. Удивительно другое: в одном случае из четырех автору как-то удалось получить отклонение, правда незначительное — 225 (см. таблицу, строка 5-я, сосняк 150 лет).

Обратимся теперь к данным А. А. Молчанова (1949, 1952, 1953) и посмотрим, какие изменения претерпели они в рецензируемой работе. Ясно, что «метод обратного деления» в этом случае не подходил, поэтому цифры, несколько не отвечающие «новой закономерности», подверглись «математическому сглаживанию». Действительно, в работе Молчанова (1952) для 14-летних сосняков (табл. 256, стр. 415) указан запас хвои, равный 14.5 т/га, а у В. Е. Рудакова эта же цифра превращается уже в 14 200 кг/га (см. таблицу), что занижает отклонение от средней в 3 раза. В верхней строчке таблицы вкралась ошибка в расчете, где в 3-й графе вместо 227 написано случайно 207 и опять эта ошибка «нисколько не вредит делу» — отклонение от средней снова уменьшается в 2.5 раза.

Все это, конечно, мелочи, правда, совершенно недопустимые в научной работе. Но в данном случае они имеют принципиальный характер. По нашему мнению, автору совершенно не нужно было «примирять» данные Л. А. Иванова и А. А. Молчанова, так как они с учетом всех допущений и различий в используемых методах и так, по-видимому, вполне хорошо согласуются друг с другом, лишний раз доказывая обоснованность выведенных Л. А. Ивановым транспирационных чисел. Что же касается

[1] Перевод рецензента.

новой «важной закономерности», будто бы выведенной автором, то для нее здесь, как мы видели, не остается места.

Вторая часть статьи В. Е. Рудакова посвящена обоснованию метода расчета расхода воды древостоями на основании установления корреляции между текущим годичным приростом ствола, массой хвои древостоя и расходом воды древостоем (см. рис. 1 в статье Рудакова). При анализе графика сразу же бросается в глаза существенное искажение исходных данных, заимствованных у тех же авторов (Иванов и др., 1951; Молчанов, 1952, 1953). Так, данные по запасам массы хвои уже фигурируют в графике под названием «прирост массы хвои». Отождествление же этих величин является абсолютно недопустимым, особенно с учетом потребности в четкой терминологии, связанной с изучением продуктивности растительного покрова.

Однако нас интересовали фактические данные самого автора, разобраться в которых было совсем нетрудно. Общее знакомство с работами В. Е. Рудакова (1951, 1952, 1958, 1960, 1961а, 1961б, 1961в) показывает, что все они построены на анализе годичного прироста всего двух сосен. Действительно, на рис. 1 представлено в виде ломаной кривой изменение годичного прироста одной из этих же сосен (возраст 161 год), выраженный в условных единицах измерительной шкалы, показывающих ширину годичных колец. Корреляция величин, показывающих изменения этого признака с данными по массе хвои и транспирации древостоев (по Л. А. Иванову и А. А. Молчанову), согласно рисунку, на первый взгляд кажется вполне удовлетворительной.

Попробуем, однако, разобраться в этом подробнее. Автор утверждает наличие положительной корреляции между текущим приростом одного дерева и транспирацией древостоя. Тем самым он связывает текущий прирост одного дерева с текущим приростом (по объему) всего древостоя, так как аналогичная зависимость между текущим годичным приростом древостоев и их транспирацией уже была ранее установлена (см., например, Молчанов, 1953 : 79, рис. 10).

Но этот вывод Рудакова, как известно, противоречит многим данным таксации. С другой стороны, работы последних лет, посвященные специально этому вопросу (Звиедрис, 1953, 1955) и основанные н а м а с с о в ы х   д а н н ы х (подчеркнуто нами, — *Г. Г.*), привели к выводам, противоположным тем, которые делает Рудаков.

Но поскольку корреляция все же имеется, попробуем установить ее биологический смысл. Здесь следует прежде всего обратить внимание на то, какое физиологическое значение для дерева имеет толщина годичных колец, и выяснить, сохраняется ли это значение с изменением возраста дерева. Простой логический анализ этого вопроса показывает, что для дерева как организма имеет значение не столько толщина годичных колец, сколько площадь их сечения, определяющая интенсивность проведения воды и питательных веществ. На первый взгляд вышеуказанные величины прямо пропорционально связаны друг с другом, но если учесть, что с возрастом дерева диаметр его увеличивается, то равным по ширине годичным кольцам в начале и конце жизни дерева будут соответствовать абсолютно различные площади их сечения. Если бы автор попробовал принять во внимание этот показатель (физиологически более оправданный) или объемный годичный прирост, то форма кривой изменения признака была бы совершенно иной. К слову сказать, она бы гораздо более согласовывалась с современными представлениями о ходе роста ствола в толщину.

Попробуем, однако, отойти от этих общепринятых положений и встать полностью на точку зрения автора, приняв, что толщина годичных колец является лучшим показателем текущего прироста. Тогда возникает вопрос, достаточно ли всего одной сосны для таких общих теоретических экстраполяций, к которым приходит В. Е. Рудаков? Выбора у нас нет, и мы возьмем поэтому для рассмотрения вторую сосну в возрасте 121 год (Рудаков, 1951, 1958). Отложим величины толщин годичных колец на том же графике в тех же единицах соответственно возрасту деревьев, а не календарным годам, как нам советует автор в рецензируемой работе. Что же мы видим? Оказывается, форма кривой прироста по толщине этой сосны далеко не так идеально соответствует выведенной выше автором корреляции.

Не будем, однако, и далее вслед за автором опираться на данные, полученные на основе анализа двух сосен. Без слов ясно, что «точек опоры» здесь слишком уж мало. Выводы напрашиваются сами собой. Рецензируемая работа В. Е. Рудакова, как нам кажется, является образцом игнорирования статистических методов исследования, недопустимого возведения случайной корреляции в ранг причинной связи, необоснованной экстраполяции и примером того, как не нужно обрабатывать научный материал старых заслуженных ученых (Л. А. Иванова).

Несколько слов следует сказать еще и о техническом оформлении работы.

Основной график, представленный в работе, чрезвычайно трудно читается, так как на оси ординат отложены шкалы трех различных величин с различными единицами измерения и ценой деления. В подписях под графиком отсутствуют ссылки на годы опублкования работ различных авторов. Это же лишь с трудом можно почерпнуть из текста статьи, а исследователю, не знакомому с этими работами (А. А. Молчанова), придется просматривать их (средние по объему книги) от начала до конца. В таблице средние данные незаконно помещены в графу «сосновое насаждение 150 лет», а в формуле известного по многим работам В. Е. Рудакова модуля без всякой оговорки численное значение множителя 100 изменено на 110. Русское (и английское) резюме работы тоже являются своего рода образцом запутанности изложения. Приводим дословно один из абзацев: «Устанавливается прямо пропорциональная зависимость между приростом, осадками и суммой среднемесячных температур воздуха за вегетационный период в зоне недостаточного увлажнения и обратно пропорциональная зависимость — от суммы температур, то есть с увеличением осадков прирост увеличивается, а с повышением температуры — замедляется». В библиографическом списке отсутствуют некоторые работы, о которых шла речь в тексте статьи, например работа Мейера (Meyer, 1928).

Л и т е р а т у р а

З в и е д р и с А. И. (1953). О приросте стволов елей в разновозрастном лесу. Изв. АН ЛатвССР, 7 (72). — З в и е д р и с А. И. (1955). Методика определения текущего прироста древесины в разновозрастных ельниках. Изв. АН ЛатвССР, 6 (95). — И в а н о в Л. А. (1918). О методе определения испарения растений в естественных условиях их произрастания. Лесн. журн. — И в а н о в Л. А., А. А. С и л и н а и Ю. Л. Ц е л ь н и к е р. (1950). О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях. Бот. журн., 4. — И в а н о в Л. А., А. А. С и л и н а и Ю. Л. Ц е л ь н и к е р. (1951). Об определении транспирационного расхода древостоем леса. Бот. журн., 1. — И в а н о в Л. А., А. А. С и л и н а и Ю. Л. Ц е л ь н и к е р. (1952). О транспирации полезащитных полос в условиях Деркульской степи. Бот. журн., 2. — М о л ч а н о в А. А. (1949). Запасы хвои в древостоях различного возраста. ДАН СССР, 57, 5. — А. А. М о л ч а н о в. (1952). Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. — М о л ч а н о в А. А. (1953). Сосновый лес и влага. — Р у д а к о в В. Е. (1951). Метод изучения влияния колебаний климата на толщину годичных колец. ДАН АрмССР, 13, 3. — Р у д а к о в В. Е. (1952). Метод обработки годичных колец деревьев для выявления влияний колебаний климата на их толщину. ДАН СССР, 34, 1. — Р у д а к о в В. Е. (1958). О методе изучения влияния колебаний климата на ширину годичных колец дерева. Бот. журн., 12. — Р у д а к о в В. Е. (1960). К проблеме прогноза прироста деревьев. ДАН СССР, 130, 3. — Р у д а к о в В. Е. (1961а). Дерево как дождемер. Изв. Крымск. отд. Геогр. общ. СССР, 7. — Р у д а к о в В. Е. (1961б). Прирост деревьев и элементы климата. ДАН СССР, 137, 4.— Р у д а к о в В. Е. (1961в). Сосны Бузулукского бора как определители хода колебаний осадков в этом бору. Изв. Всес. геогр. общ., 93, 6.

Г. Б. Гортинский.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 8 II 1966).

УДК 019.941 (045) : 581.543.6 : 632.111

В. Я. Александров и Г. Г. Шухтина

ПО ПОВОДУ ОТВЕТА П. А. ГЕНКЕЛЯ И Е. З. ОКНИНОЙ НА КРИТИКУ З. А. МЕТЛИЦКИМ И М. М. ТЮРИНОЙ ИХ КНИГИ «СОСТОЯНИЕ ПОКОЯ И МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ» (1964 г.)

V. J. A L E X A N D R O V AND G. G. S H U K H T I N A. ABOUT THE REPLY OF *P. A. HENKEL* AND *E. Z. OKNINA* TO THE CRITICISMS OF THEIR BOOK «THE STATE OF DORMANCY AND FROST RESISTANCE OF FRUIT TREES» ADDUCED BY Z. A. METLITZKY AND M. M. TIURINA

На протяжении 20 лет П. А. Генкель и Е. З. Окнина с сотрудниками пытаются доказать, что в основе и зимнего покоя, и морозоустойчивости лежит единый цитологический механизм. Он состоит, по их мнению, во втягивании плазмодесм, обособлении протопласта от стенок клетки и в окружении протопласта слоем липоида, снижающим проницаемость клетки для воды. Исходя из этих положений, авторы предлагают практическим работникам определять морозоустойчивость растений по глубине покоя, диагносцируя его по обособлению протоплазмы. Наиболее полно свои взгляды они изложили в недавно вышедшей книге (Генкель и Окнина, 1964). Книга эта подверглась вполне обоснованной критике З. А. Метлицким и М. М. Тюриной (1966).

В основе критики Метлицкого и Тюриной лежит хорошо аргументированное утверждение, что «покой и морозостойкость являются совершенно разными свойствами и прямой однозначной связи между ними может не быть. Поэтому характеризовать морозостойкость по глубине покоя, . . . как это делают авторы рецензируемой книги, нельзя» (стр. 1020). Это утверждение указывает на ошибочность всей концепции Генкеля и Окниной, независимо от того, существует в природе явление обособления про-

топлазмы или нет. Но кроме того, основываясь на ряде данных и, в частности, на результатах, опубликованных в нашей работе (Александров и Шухтина, 1964), Метлицкий и Тюрина приходят к заключению, что обособление протоплазмы является артефактом, вызванным применением грубых методов исследования. В своей рецензии авторы указывают на целый ряд других ошибок — неадекватность методов исследования, несоответствие выводов приложенному цифровому материалу, неправильная оценка морозоустойчивости сортов и т. д. — и в результате признают концепцию Генкеля и Окниной необоснованной, а их практические рекомендации неоправданными.

На эту критику Генкель и Окнина ответили статьей, опубликованной в восьмом номере «Ботанического журнала» (Генкель и Окнина, 1966). В ней они полностью уклонились от ответа на основное сделанное им возражение об отсутствии прямой связи между глубиной покоя и морозостойкостью. Около трети статьи они посвятили критике нашей работы (Александров и Шухтина, 1964), где мы отрицаем наличие обособления протоплазмы при холодовой закалке растений. Это должно было бы побудить нас к участию в полемике о состоянии протоплазмы при холодовой закалке. Однако характер статьи Генкеля и Окниной вынуждает нас отказаться от ведения научного спора и заставляет ограничиться рассмотрением вопроса об этике научного спора.

Сначала несколько слов о научной критике и научной полемике. Генкель и Окнина начинают свою статью с указания, что «Критика бывает двух родов. Критика конструктивная и критика неконструктивная» (стр. 1180). На основании того, что критика Метлицкого и Тюриной отвергает их концепцию в целом, они относят ее к неконструктивной. Это несомненно правильно. Однако для науки большую пользу может принести и «конструктивная», и «неконструктивная» критика, ибо для прогресса науки иногда требуется не «реконструкция» предложенной теории, а ее «деконструкция» — демонтаж. Примером полезной для науки неконструктивной критики может служить критика теории О. Б. Лепешинской о происхождении клеток из живого вещества (см., например, Жинкин и Михайлов, 1955). Нам кажется более существенным в научном споре различать два других элемента: а) стремление в результате спора выяснить, как действительно обстоит дело в природе и б) стремление **любыми средствами** создать у читателя впечатление о своей победе над оппонентом. Полемика, основанная на втором принципе, ничего, кроме вреда, науке принести не может и ей не должно быть места на страницах научного журнала.

Позволим себе с этой точки зрения рассмотреть статью Генкеля и Окниной. Авторы сообщают читателям, что «проводя свои исследования, Александров и Шухтина не обнаружили обособления протоплазмы у многочисленных травянистых дикорастущих растений, зимующих под снегом» (стр. 1180) и далее: «Напрасно авторы рецензии (Метлицкий и Тюрина,— *Ал.* и *Ш.*) говорят о том, что Александров и Шухтина не обнаружили процесса обособления протоплазмы, там где Генкель и Окнина видели массовое обособление. К сожалению, набор растений у нас и у наших оппонентов разный» (стр. 1182). В действительности же в нашей работе, кроме травянистых растений, было исследовано 9 видов древесных и кустарниковых, не зимующих под снегом (тисс, яблоня, черемуха, бузина, смородина, береза, липа, вяз, сирень). Из 25 микрофотографий, приведенных в нашей статье, 16 относятся к древесным и кустарниковым видам. Среди исследованных нами видов по крайней мере 10 было таких, у которых Генкель и Окнина или их сотрудники описывали обособление протоплазмы, а мы его не обнаружили (тисс, яблоня, черемуха, смородина, береза, вяз, сирень, пшеница, рожь, копытень). Предположить, что Генкель и Окнина полемизируют с нами, не прочитав нашей работы, вряд ли возможно. Но тогда возникает трудный вопрос: что побудило авторов в искаженном виде представить читателям Ботанического журнала содержание нашей работы? Еще один аналогичный пример. В статье Генкеля и Окниной читаем: «Представление же рецензентов (Метлицкого и Тюриной,— *Ал.* и *Ш.*) о том, что существует только вынужденный покой просто неправильно и, кроме них, никем не выдвигалось» (стр. 1182). В действительности же Метлицкий и Тюрина на стр. 1019 своей статьи пишут следующее: «Понятие „покой" возникло в связи с тем, что в природе периоды активного роста организмов сменяются периодами, в течение которых видимый рост отсутствует. Отсутствие роста растений, обусловленное лишь неблагоприятными условиями среды, в литературе принято называть вынужденным покоем в отличие от глубокого или органического, когда почки (например древесных растений) не могут распускаться, а семена не прорастают даже в благоприятных для роста условиях» (стр. 1019). Из этого совершенно очевидно, что Метлицкий и Тюрина признают не только «вынужденный», но и «органический» покой. Они только отрицают его непосредственную связь с морозостойкостью. В частности, они пишут: «Отсутствие тесной связи между глубоким органическим покоем (в общепринятом понимании) и морозостойкостью было показано в работах целого ряда исследователей» (стр. 1019).

И опять возникает недоуменный вопрос: какую цель преследовали Генкель и Окнина, приписывая своим оппонентам нелепую мысль о существовании у растений лишь вынужденного покоя, в то время как они ничего подобного не высказывали.

Мы очень удлинили бы нашу статью, если бы привели все случаи, когда Генкель и Окнина в своей последней статье и в книге искажают мысли и данные оппонентов и других авторов. Часть таких примеров показана Метлицким и Тюриной. Мы не можем, однако, не упомянуть еще об одном факте. В книге Генкеля и Окниной на стр. 113 читаем: «Установлено, что ДНК может превращаться в РНК (Чепинога и Рукина, 1955) и РНК в ДНК (Левинсон, Канарская, 1947)». Это утверждение авторов, подкрепленное ссылками на старые работы, подверглось заслуженной критике со стороны Метлицкого и Тюриной. Оправдываясь по этому поводу, Генкель и Окнина пишут: «Такое мнение о возможности взаимопревращения нуклеиновых кислот высказано в работе М. П. Знаменской и др. (1953). Вся последующая литература не внесла существенных изменений в эти взгляды». (стр. 1185). В действительности в указанной работе, в которой авторами, кроме Знаменской, являются Демяновская и Белозерский, подобного безграмотного утверждения о взаимопревращении нуклеиновых кислот нет. Речь идет лишь о том, что при определенных условиях в культуре актиномицета наряду с увеличением количества ДНК происходит возможно сопряженное с ним уменьшение РНК. Нам кажется, что авторам не стоило в данном случае злоупотреблять авторитетом академика А. Н. Белозерского.

Критикуя нашу статью, Генкель и Окнина уделили внимание не только подбору наших объектов, но и использованному нами методу исследования. Для изучения состояния протоплазмы растительных клеток зимой в естественных условиях без занесения в лабораторию мы в своей работе использовали в качестве среды для тканей силиконовое масло. По этому поводу Генкель и Окнина в своей статье пишут: «Мы имеем еще целый ряд замечаний и по самой методике применения силиконового масла, используя которое Александров и Шухтина при температурах значительно ниже нуля вели свои наблюдения. Это тем более необходимо сделать, так как при тщательной проверке нами методика Александрова и Шухтиной оказалась неприменимой для прижизненного наблюдения за растениями в зимний период. Силиконовое масло, которое применяли Александров и Шухтина при отрицательных температурах, очень быстро проникает в вакуоли и дает типичные артефакты, которые эффектно выглядят на фотографиях, но не отражают истинного положения содержимого клеток в состоянии покоя» (стр. 1181). Итак, «целый ряд замечаний» свелся к утверждению, что силиконовое масло, примененное нами, быстро проникает в вакуоли и дает типичные, эффектно выглядящие артефакты. В чем состоят и как выглядят эти артефакты, к сожалению, не сказано. Авторы, по-видимому, считают, что для дискредитации методики, применявшейся нами, подобного заявления вполне достаточно. По этому поводу не работающему в данной области читателю мы можем сообщить следующее. Совершенно очевидно, что масло может быстро проникнуть в вакуоль клетки только убив ее или тогда, когда клетка уже мертва. Вместе с тем масло в качестве среды для микроскопирования живых клеток используется очень давно. В частности, вазелиновое масло применяет сам П. А. Генкель, считая, что оно в работе со срезами меньше повреждает хлоропласты, чем вода (Генкель и Барская, 1960). Силиконовое масло для изучения растительных тканей на холоду широко употребляется в работах крупнейшего центра по изучению биологического действия низких температур (The Institute of Low Temperature Science) в Саппоро (Япония). Асахина (Asahina, 1956) указывает, что для изучения низких температур оно лучше вазелинового. Чистое силиконовое масло в химическом отношении крайне инертно. В работе 1959 г. (Александров, Лютова и Фельдман) написано: «Наши опыты показали, что силиконовое масло является весьма индифферентной средой для растительных клеток, и в листьях, находящихся под тонким слоем этого масла, клетки могут оставаться живыми не меньше, чем в ежедневно сменяемой водопроводной воде. Так, например, в отдельных опытах движение протоплазмы в клетках эпидермиса листа традесканции, инфильтрированном и сохраняющемся в силиконовом масле, наблюдалось в течение трех месяцев и дольше» (стр. 673; см. также Александров, 1962). Это дало возможность определять холодоустойчивость растительных тканей, охлаждая их в силиконовом масле. В нашей статье (Александров и Шухтина, 1964) мы сообщали о наблюдающемся зимой на кусочках листьев ряда растений (*Campanula persicifolia*, *Leucanthemum vulgare*, *Viola cornuta*, *Dactylis glomerata*), инфильтрированных силиконовым маслом при температурах ниже нуля, движение протоплазмы. На рис. 12 нашей статьи показан лист *Sedum spurium*, который был инфильтрован силиконовым маслом до занесения в лабораторию при —7°; после внесения в лабораторию в нем быстро появилось движение протоплазмы, иллюстрированное на серии последовательных снимков (рис. 12, *Б*, *В*, *Г*). На рис. 13, *а* показана почечная чешуя яблони, инфильтрированная силиконовым маслом вне лаборатории при —14°, на рис. 13, *б* — она же через сутки после внесения в комнату. В клетках возобновилось движение протоплазмы. В работе В. Я. Александрова, Е. И. Денько, И. М. Кислюк, Н. Л. Фельдман и Г. Г. Шухтиной (1964) показано, что после охлаждения в силиконовом масле при температуре —20° и ниже у многих объектов после внесения в комнату обнаруживается интенсивное движение протоплазмы и совершенно нормальная структура. Все эти факты можно совместить с представлением о проникновении силиконового масла в вакуоль клеток только в том случае, если признать само движение протоплазмы «эффектным» артефактом, присущим мертвым клеткам. Но и это помочь не может. Дело в том, что клетки после пребывания в силиконовом масле, будучи перенесены в водный раствор плазмолитика, дают совершенно нормальный плазмолиз. Если бы содержимое вакуоли было заменено маслом, то плазмолиз просто не мог бы осуществиться.

Возможно, Генкель и Окнина испытывали какой-то токсичный сорт плохо очищенного силиконового масла, предназначенного для технических целей; это наиболее благоприятное для них предположение, которое мы можем сделать, чтобы объяснить их заявление о вредности силиконового масла.

В отдельных статьях Генкеля и Окниной и их сотрудников, а также в их последней книге в качестве основного показателя происшедшего обособления протоплазмы

описывается и многократно изображается у многих видов растений отхождение протоплазмы от стенок клетки.[1] Этот показатель они рекомендуют практикам для диагностики глубины покоя и морозоустойчивости. В нашей же работе (Александров и Шухтина, 1964) мы исследовали 64 вида растений, травянистых и древесных, принадлежащих к 31 семейству. Ни в одном случае в течение холодных зимних периодов мы не обнаружили никаких признаков отслаивания протоплазмы от оболочки. Мы указали также на возможные причины ошибки этих авторов. Таким образом, имеется явное противоречие между нашими наблюдениями и тем, что описали и изображали Генкель и Окнина. Вместе с тем в ответ на нашу критику они заявляют: «Александров и Шухтина отрицают явление обособления плазмодесм, исходя из концепции Генкеля и Окниной, очень узко понятой ими и неправильно трактуемой только как отставание протоплазмы от стенок клетки» (стр. 1181). Трудно вести научную полемику, если одна из сторон прибегает к аутотомии.

В качестве доказательства отсутствия обособления протоплазмы от клеточных стенок мы привели, помимо этого, новый аргумент. Мы показали, что у ряда травянистых и древесных растений (бадан, камнеломка, фиалка, яблоня, черемуха, сирень, бузина, смородина, тисс) зимой в состоянии высокой холодоустойчивости при плазмолизе выявляются нити Хехта. Эти нити с несомненностью доказывают наличие субстанциональной связи протоплазмы с оболочкой клетки, т. е. отсутствие обособления протоплазмы. С таким толкованием значения нитей Хехта полностью согласен сам Генкель (Генкель и Баканова, 1965). Важно то, что мы наблюдали нити Хехта у зимнезакаленных растений как при вогнутом, так и при классическом выпуклом плазмолизе. Выпуклый же плазмолиз, по утверждению Генкеля и Окниной, является наиболее достоверным показателем глубокого покоя и обособления протоплазмы. Обходя этот важный для спора вопрос, Генкель и Окнина ограничиваются фразой: «Очевидно, Александров и Шухтина имели тисс, вышедший из покоя во время или после оттепелей. . .» (стр. 1182). Ведь если бы мы действительно допустили подобную непростительную оплошность, то, согласно Генкелю и Окниной, плазмолиз должен быть вогнутым, а не выпуклым.

Мы ограничимся приведенными примерами, хотя их можно было бы умножить. Они достаточно ясно показывают, что в своей последней статье Генкель и Окнина нарушили элементарные правила ведения научного спора. Поэтому их статья, давшая повод для обсуждения вопросов этики, не дает основания для научного обсуждения вопроса о состоянии протоплазмы в клетках зимующих растений. Вместе с тем вопрос этот крайне важен и для теории, и для практики. При разработке его большой вред могут принести ложные теории и неадекватные методы исследования. В своей статье П. А. Генкель и Е. З. Окнина приводят большой список авторов, использующих предложенные ими методы определения обособления протоплазмы для практической оценки зимостойкости культурных растений. Мы, как и З. А. Метлицкий и М. М. Тюрина, считаем эти методы несостоятельными. В связи с этим мы предлагаем для выяснения вопроса привлечь комиссию, составленную из компетентных и нейтральных ученых, которая у микроскопа решила бы: а) имеет ли место обособление протоплазмы при зимовке растений; б) пригодны ли предложенные П. А. Генкелем и Е. З. Окниной цитологические методы определения глубины покоя и зимостойкости и в) проникает ли использованное нами силиконовое масло в вакуоли живых клеток.

Литература

А л е к с а н д р о в В. Я. (1962). Применение сред, улучшающих микроскопическое изображение при прижизненном изучении растительных клеток. Цитология, 4, 1 : 84. — А л е к с а н д р о в В. Я., Е. И. Д е н ь к о, И. М. К и с л ю к, Н. Л. Ф е л ь д м а н и Г. Г. Ш у х т и н а. (1964). Сезонные изменения устойчивости клеток к действию различных агентов у зимнезеленых растений и весенних эфемероидов. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды: 103. — А л е к с а н д р о в В. Я., М. И. Л ю т о в а и Н. Л. Ф е л ь д м а н. (1959). Сезонные изменения устойчивости растительных клеток к действию различных агентов. Цитология, 1, 6 : 672. — А л е к с а н д р о в В. Я. и Г. Г. Ш у х т и н а. (1964). О состоянии протопласта растительных клеток зимой. Критика теории «обособления протоплазмы» П. А. Генкеля и Е. З. Окниной. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды : 137. — Г е н к е л ь П. А. (1966). Когда растению приходится плохо . . . Химия и жизнь, 3 : 19. — Г е н к е л ь П. А. и Л. В. Б а к а н о в а. (1965). Об особенностях поверхности протопласта клеток растений в состоянии покоя. Физиолог. раст., 12, 4 : 659. — Г е н к е л ь П. А. и Е. И. Б а р с к а я. (1960). О сезонных изменениях хлоропластов ели. Физиолог. раст., 7, 6 : 645. — Г е н к е л ь П. А. и Е. З. О к н и н а. (1964). Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений. — Г е н к е л ь П. А. и Е. З. О к н и н а. (1966). Ответ на рецензию З. А. Метлицкого и М. М. Тюриной по книге П. А. Генкеля и Е. З. Окниной «Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений». Бот. журн., 8 : 1180.— Ж и н к и н Л. Н. и В. П. М и х а й л о в. (1955). «Новая клеточная теория» и ее фактическое обоснование. Усп. совр. биолог., 39, 2 : 228. — З н а м е н с к а я М. П., Н. С. Д е м я н о в с к а я и А. Н. Б е л о з е р с к и й. (1953). О некоторых свойствах дезоксирибонуклеиновой кислоты из объектов различного происхождения. ДАН СССР, 4 : 119. — Л е в и н с о н Л. Б. и З. П. К а н а р с к а я. (1947). Содержание рибонуклеиновой кислоты в клетке во время деления. ДАН СССР, 58, 9 : 2067. — М е т л и ц к и й З. А. и М. М. Т ю р и н а. (1966). П. А. Генкель и Е. З. Окнина. Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений. Рецензия. Бот. журн., 7 : 98. — Ч е п и н о г а О. П. и Л. И. Р у к и н а. (1953). О взаимосвязи нуклеиновых кислот в обмене. Укр. биохим. журн., 24, 4 : 388. — A s a h i n a E. (1956). The freezing process of plant cell. Contrib. Inst. Low Temper. Sci., 83.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 5 VI 1966).

[1] Последнюю публикацию П. А. Генкеля с изображением протоплазмы, отставшей от клеточных стенок в ткани морозоустойчивого растения в состоянии зимнего покоя, мы находим в статье 1966 г. (журнал «Химия и жизнь», № 3).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.3

ЕЛЕНА НИКОЛАЕВНА ГЕРАСИМОВА-НАВАШИНА

(к 60-летию со дня рождения)

I. D. ROMANOV. ELENA NICOLAYEVNA GERASIMOVA-NAVASHINA (FOR HER 60th BIRTHDAY)

Елена Николаевна Герасимова-Навашина — один из крупнейших цитологов и эмбриологов нашей страны.

Е. Н. родилась 24 февраля 1905 г. в семье служащего в Москве, здесь она получила среднее образование, а затем поступила в 1-й Московский университет. Сначала Е. Н. избрала химическое отделение физико-математического факультета, но вскоре перешла на биологическое, которое и окончила в 1930 г. по специальности морфология и систематика высших растений. Учителями Е. Н. в университете были выдающиеся русские ботаники М. И. Голенкин и К. И. Мейер. Почти одновременно с поступлением в университет Е. Н. начала работать в качестве лаборанта в Биологическом институте им. К. А. Тимирязева, в лаборатории, руководимой акад. С. Г. Навашиным. Таким образом, можно сказать, что самое начало научной жизни Е. Н. сложилось весьма счастливо, ибо непосредственное общение со знаменитым классиком русской цитологии и эмбриологии растений навсегда определило как круг научных интересов, так и совершенный стиль работы Е. Н. — на протяжении всей своей дальнейшей деятельности в науке она оставалась достойнейшим представителем навашинской школы. В том же институте Е. Н. встретилась с М. С. Навашиным, впоследствии ставшим ее мужем, с которым она сделала много превосходных совместных работ.



За исключением краткого перерыва в 1931—1932 гг., когда Е. Н. была сотрудником Зональной станции масличных культур в г. Ташкенте, она до 1937 г. работала в Биологическом институте им. К. А. Тимирязева, а затем в Институте генетики АН СССР (1937—1941 гг.), во главе которого стоял тогда акад. Н. И. Вавилов, и в Институте цитологии, гистологии и эмбриологии АН СССР (1941—1948 гг.). Во время войны Е. Н. находилась в эвакуации в г. Алма-Ата.

В августе 1948 г. Лаборатория ботанической цитологии, руководимая М. С. Навашиным, где работала Е. Н., была закрыта и она получила предложение перейти на работу в Ленинград, в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). В Лаборатории эмбриологии растений этого института Е. Н. продолжает работать до настоящего времени.

В 1950 г. Е. Н. была избрана действительным членом Всесоюзного ботанического общества.

Ученая степень кандидата биологических наук была присвоена Е. Н. в 1936 г. без защиты диссертации за исследование оплодотворения у *Crepis*. Докторскую диссертацию на тему «Двойное оплодотворение у покрытосеменных, его природа и происхождение» Е. Н. защитила в 1955 г. в БИНе.

На протяжении всего периода научной деятельности Е. Н. в ее творчестве ясно проявляются два направления. Это, с одной стороны, исследования цитологические, с другой — эмбриологические, т. е. исследования цитологии репродуктивных процессов у растений. Первой опубликованной работой Е. Н. было ее фундаментальное исследование процесса оплодотворения у *Crepis* (1933 г.), получившее благодаря своим выдающимся достоинствам широкую известность как в нашей стране, так и за рубежом. Эта работа явилась важным шагом вперед в изучении процесса двойного оплодотворения прежде всего потому, что в ней был усовершенствован и впервые систематически применялся метод темпоральной фиксации, позволивший получать картины фаз оплодотворения в любом числе и в непрерывной последовательности. Введенный ею метод получил широкое распространение и немало способствовал успехам изучения эмбриологических процессов. Полученный Е. Н. в этой работе материал был тонко проанализирован и прекрасно изображен. Замечательный ряд картин последовательных движений и изменений спермиев, начиная от их попадания в зародышевый мешок и до слияния с женскими ядрами, который удалось получить Е. Н., впоследствии неоднократно воспроизводился в различных сводках и руководствах по цитологии и эмбриологии растений. В ряде последующих работ Е. Н. описала детально и самый процесс образования спермиев у *Crepis* и их тонкую структуру. Изучение развития спермиев у ряда других растений привело Е. Н. к оригинальному толкованию значения так называемой собственной цитоплазмы спермиев, поведение которой она связывает с конкретными условиями их развития у разных видов. Завершением работ Е. Н. по оплодотворению у покрытосеменных явилось создание ею митотической гипотезы двойного оплодотворения. Основной принцип этой гипотезы был сформулирован еще в 1947 г. в работе, получившей премию Московского общества испытателей природы и опубликованной в виде четырех статей в Докладах Академии наук СССР в том же году. После двух гипотез, предложенных еще С. Г. Навашиным (гипотезы активной подвижности спермиев и гипотезы энантиоморфизма половых ядер), гипотеза Е. Н. явилась третьей и до настоящего времени последней попыткой объяснения своеобразного поведения спермиев в зародышевом мешке. Эта гипотеза оказала и несомненно еще будет оказывать плодотворное влияние на изучение процесса двойного оплодотворения, так как она ставит целый ряд вопросов, требующих для своего разрешения конкретного исследования таких деталей этого процесса, которые могли не обратить на себя внимание исследователей, и вместе с тем связывает проблему оплодотворения с другими общими цитологическими проблемами.

Важным обобщением и дальнейшим развитием митотической гипотезы оплодотворения явилось установление Е. Н. двух основных типов оплодотворения у покрытосеменных — премитотического и постмитотического. Это обобщение было подкреплено исследованиями процесса двойного оплодотворения у целого ряда растений (пшеница, кукуруза, арахис, сцилла, ряд орхидных, лилия), проведенными как самой Е. Н., так и ее учениками. Исследованиям Е. Н. мы обязаны также наиболее подробными сведениями о явлениях, сопровождающих проникание в зародышевый мешок нескольких пыльцевых трубок; наибольший интерес представляет здесь поведение и судьба дополнительных спермиев.

Основная идея, положенная в основу митотической гипотезы двойного оплодотворения, явилась исходным пунктом для дальнейших теоретических исследований Е. Н., посвященных происхождению этого процесса. Попытка решения этого вопроса естественно приводит Е. Н. и к другим фундаментальным вопросам эмбриологии растений — проблеме происхождения специфических особенностей гаметофитов покрытосеменных растений и каузальному анализу их онтогенезов. В этих работах Е. Н. развивает мысль, что объяснение особенностей развития и функционирования гаметофитов, так же как суть механизма двойного оплодотворения, следует искать в общих клеточных закономерностях, т. е. в цитологическом подходе к анализу всех этих процессов.

Цикл цитогенетических работ Е. Н. (часть которых была выполнена совместно с М. С. Навашиным) начался в середине 30-х годов и с большим успехом продолжался до 1948 г. В области цитогенетики Е. Н. занималась изучением закономерностей хромосомных перестроек, возникающих в результате воздействия рентгеновских лучей и при старении семян у видов *Crepis*. В частности, Е. Н. была показана возможность транслокаций между хромосомами разных видов и междувидовых у гибридов; получены различные транслокантные формы в гомозиготном состоянии; на *C. tectorum* впервые осуществлен экспериментальный андрогенез у растений, т. е. получен гаплоид с хромосомным набором чисто отцовского происхождения. Путем планомерных скрещиваний и отбора гомозиготных транслокантов *C. tectorum* Е. Н. удалось получить ряд кариотипических рас (*C. nova*), резко отличавшихся от исходного вида по морфологии всех хромосом. Большая живая коллекция этих новых хромосомных форм сохраняется ею и в настоящее время. Вместе с тем эти расы были, как и предвидел автор, физиоло-

гически изолированы от исходного вида, так как их кариотипические отличия базировались на взаимных транслокациях, затрагивающих все хромосомы, что имело следствием значительную степень стерильности гибридов этих рас с исходным видом. Эта работа Е. Н. явилась выдающимся и высоко оцененным научным миром достижением советской цитогенетики, так как в ней с предельной ясностью было экспериментально показано значение хромосомных перестроек для процесса дивергенции форм внутри вида.

Много труда Е. Н. было вложено в совместную с М. С. Навашиным работу по получению тетраплоидного кок-сагыза, который явился первым советским тетраплоидным районированным сортом.

В недавнее время упомянутые направления исследований Е. Н. — цитогенетическое и эмбриологическое — объединились в проведенном ею изучении хода оплодотворения и эмбриогенеза после рентгенооблучения яйцеклетки и пыльцы у *Crepis*. Результаты этой работы Е. Н. докладывала на IV совещании эмбриологов в 1963 г.

Е. Н. уделяет много внимания и щедро отдает свои силы подготовке молодых специалистов через аспирантуру и путем совместных исследований, чем немало способствует развитию цитоэмбриологии в нашей стране. В настоящее время Е. Н. с сотрудниками работает над обобщением своих обширных исследований.

Пожелаем же Е. Н. дальнейших достижений в науке и счастья в жизни. Советские цитологи и эмбриологи уверены, что им еще много раз предстоит радоваться, читая новые, первоклассные, отличающиеся тонкостью исполнения и богатые интересными мыслями работы Елены Николаевны.

И. Д. Романов.

Всесоюзный
институт растениеводства,
Ленинград.

(Получено 29 IV 1966).

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (063) : 581.16 : 581.48 (47)

ВТОРАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО БИОЛОГИИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ (г. Ульяновск, 17—20 января 1966 г.)

I. V. GRUSHVITZKY, M. G. NICOLAYEVA AND M. P. SOLNTZEVA. THE SECOND CONFERENCE ON THE BIOLOGY OF REPRODUCTION BY SEEDS HELD AT ULIYANOVSK ON JANUARY 17—20, 1966

Изучение биологии семенного размножения растений представляет исключительный теоретический и практический интерес. В Советском Союзе проведены многочисленные исследования различных сторон этой проблемы и давно уже назрела необходимость координации работ такого рода.

Инициативу по созыву координационных совещаний в этой области взяла на себя кафедра ботаники Ульяновского педагогического института им. И. Н. Ульянова во главе с ее заведующим Р. Е. Левиной. Первое совещание (первая межвузовская поволжская конференция) было созвано в 1963 г. На конференции было заслушано 18 докладов по трем группам вопросов: 1) апомиксис, биология цветения и размножения; 2) физиология семян и разноплодие; 3) семенное размножение и возобновление в фитоценозах.

Конференция показала большое значение совместного обсуждения проблемы семенного размножения. Краткое сообщение об итогах ее работы было помещено в Ботаническом журнале (т. XLIX, вып. 6, 1964 : 925), а материалы конференции были опубликованы в 1965 г. в специальном номере «Ученых записок» Ульяновского педагогического института (т. XX, вып. 6; Поволжское книжн. изд., г. Саратов) под названием «Вопросы биологии семенного размножения».

В соответствии с решением этой конференции Ульяновский педагогический институт созвал 17—20 января 1966 г. вторую конференцию по биологии семенного размножения, которая привлекла большое количество участников и по своему значению вышла далеко за пределы Поволжья. В ней приняло участие 50 научных работников Москвы, Ленинграда, Саратова, Ульяновска, Перми, Уфы, Кирова, Львова, Йошкар-Олы, Саранска, представляющих 14 вузов и научных учреждений, в том числе Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, Главный ботанический сад АН СССР, Всесоюзный институт кормов им. В. Р. Вильямса и т. д.

Вторая конференция привлекла не только значительно больше участников, чем первая, но отличалась также большей широтой охвата обсуждаемых вопросов.

Были поставлены программные доклады, посвященные основным аспектам проблем — биологии и экологии цветения (проф. А. Н. Пономарев), гетерокарпии (проф. Р. Е. Левина), физиологии семян (проф. К. Е. Овчаров), классификации типов покоя семян (М. Г. Николаева). Всего было заслушано 39 докладов, в том числе 12 на пленарных заседаниях и 27 — на секционных (на трех секциях — по биологии и экологии цветения и плодоношения, по физиологии семян и по семенному возобновлению); гораздо шире, чем на первой конференции, освещались вопросы экологии цветения и плодоношения, а также физиологии семян.

В программном докладе **Р. Е. Левиной** (г. Ульяновск) «Об аспектах изучения гетерокарпии» впервые дана развернутая классификация явлений гетерокарпии и гетероспермии, имеющих столь большое значение как в теоретическом, так и в практическом плане. Классификация учитывает форму проявления гетерокарпии и гетероспермии, уровни (сферы) их проявления и факторы, их вызывающие. Особое значение при этом придается роли экологических факторов.

В области изучения биологии цветения и плодоношения большое внимание привлек доклад **С. С. Хохлова** (г. Саратов) «Закономерности распределения апомиктических видов в системе покрытосеменных». Докладчик рассмотрел явления апомиксии в широком филогенетическом плане и показал, что для каждого семейства характерен свой спектр форм апомиксиса.

Конференция выявила усиливающуюся плодотворную тенденцию к изучению экологии процессов цветения и плодообразования.

Интересным результатам антэкологических исследований, проведенных в различных зонах, был посвящен доклад **А. Н. Пономарева** (г. Пермь). В ряде последующих докладов сообщены итоги экологических исследований цветения различных растений: пшеницы, ржи, овсяницы, ковылей, представителей травостоя темнохвойных лесов, пустынных растений и т. д. (**Г. П. Белковская, В. А. Банникова, А. О. Тарасов** и **Л. П. Худякова, М. П. Солнцева, В. А. Верещагина** и **Е. И. Лыкова**, и др.).

С большим интересом был прослушан доклад энтомолога **Н. Н. Благовещенской** (г. Ульяновск). На обширном материале наблюдений и экспериментов (с люцерной, подсолнечником и др.) докладчик показал, что выявление истинных опылителей и знание механизма процесса опыления имеют решающее значение в повышении семенной продуктивности энтомофильных растений.

Наконец, вопрос о внутривидовом полиморфизме пыльцы у представителей различных семейств цветковых растений был освещен в докладе **А. А. Чигуряевой** (г. Саратов).

Одной из центральных тем конференции была проблема физиологии покоя и прорастания семян. С большим докладом «Насущные вопросы физиологии семян» выступил **К. Е. Овчаров** (Москва). Докладчик подчеркнул важность изучения роли отдельных метаболитов, в частности витаминов и некоторых других физиологически активных веществ, в процессах прорастания семян. Основные положения этого программного доклада были развиты и проиллюстрированы в ряде интересных частных сообщений (**К. Е. Овчарова** и **С. С. Колосовой, К. В. Филипповой, К. П. Генкель, Е. С. Кизиловой** и **Н. Д. Мурашовой**).

По проблеме покоя семян центральное место занимал доклад **М. Г. Николаевой** (Ленинград), обосновавшей оригинальную классификацию типов покоя. В ее основу докладчик положил связь между причинами затрудненного прорастания и условиями его преодоления.

Разработке методов ускоренного проращивания покоящихся семян некоторых древесных растений (шиповник, грецкий орех) были посвящены доклады **Т. Г. Буч** (Москва) и **Г. К. Байкова** (г. Уфа). **К. К. Симакин** (г. Саратов) сообщил о методах оценки эффективности предпосевной обработки семян яблони с помощью радиоактивного фосфора. В докладе **А. В. Попцова** (Москва) был освещен интересный вопрос о возникновении вторичного покоя у семян под влиянием пониженных температур.

Интересному и мало еще изученному явлению недоразвития зародышей в зрелых семенах и условиям проращивания последних были посвящены доклады **И. В. Грушвицкого** (Ленинград) и **И. А. Ивановой** (Москва). Грушвицкий показал пути и методы изучения этого явления, а Иванова подробно рассмотрела условия доразвития зародыша и прорастания семян у представителей различных семейств (71 вид). Вопросы экологии прорастания семян луговых растений были освещены в сообщениях **Л. А. Смирновой** и **Л. М. Безматерных** (г. Пермь) и **Т. К. Зеленчука** (г. Львов).

Третьим направлением конференции была проблема семенного размножения и возобновления.

Весьма содержательным был доклад **Ю. А. Злобина** (г. Йошкар-Ола), в котором автор подробно охарактеризовал семенное возобновление хвойных пород на основе учета фитоценотических условий. Необходимо различать, как показал докладчик, потенциальный, фактический и грунтовой урожай семян. Злобин подробно рассмотрел в этом плане (отдельно по каждой из трех установленных категорий урожая) факторы, определяющие семенную продуктивность.

Б. И. Федорако (г. Уфа) остановился на характеристике семенного размножения ряда дикорастущих и интродуцированных древесных пород в зависимости от экологических условий.

С интересными данными о запасе семян в луговых почвах выступила **Н. Н. Крылова** (Москва). Центральное место в этом докладе занимал вопрос о зависимости запаса семян в почве от экологических условий и деятельности человека.

Многие из материалов, доложенных на конференции, представляют несомненный хозяйственный интерес (преодоление покоя семян культурных и дикорастущих древесных растений, выяснение особенностей семенного размножения лекарственных и декоративных растений, изучение явлений гетерокарпии и гетероспермии, процессов возобновления в лесах, на лугах и пастбищах и т. д.). Это было подчеркнуто в заключительном выступлении организатора конференции Р. Е. Левиной.

Конференция отметила большое значение комплексного рассмотрения вопросов биологии семенного размножения и необходимость периодических созывов подобных представительных совещаний. Очередная конференция намечена на весну 1968 г.

Отметив необходимость развития исследований в трех названных направлениях, конференция особенно подчеркнула важность: а) филогенетических и экологических аспектов в изучении биологии семенного размножения и б) уточнения понятий и терминологии в данной области.

Для координации работ была избрана комиссия в составе: Р. Е. Левина (председатель), Ю. А. Злобин, Е. В. Кучеров, М. Г. Николаева, К. Е. Овчаров, А. Н. Пономарев, Т. А. Работнов и С. С. Хохлов.

Труды конференции будут опубликованы в виде сборника статей.

И. В. Грушвицкий, М. Г. Николаева и *М. П. Солнцева.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 1 IV 1966).

Vol. LI — September 1966 — № 9

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Подписано к печати 13/IX 1966 г. М-27807. Формат бумаги 70×108 1/16. Бум. л. 5 3/16. Печ. л. 9 3/4 + + 4 вкл. (5/8 печ. л.) = 14.51 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 18.22. Тип. зак. 1080. Тираж 2735.

1-я тип. изд. «Наука» Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

СОДЕРЖАНИЕ